Abhandlungen der sächsischen Akademie der Wissenschaften zu Leipzig, ...

Saechsische Akademie der Wissenschaften,
Leipzig Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse

Digitized by Google

L Soc 1726.5

Bound
FEB 15 1907

Harvard College Library

BOUGHT WITH THE INCOME

FROM THE BEQUEST OF

PROF. JOHN FARRAR, LL.D.

AND HIS WIDOW

ELIZA FARRAR

FOR

"BOOKS IN THE DEPARTMENT OF MATHEMATICS, ASTRONOMY, AND NATURAL PHILOSOPHY"

Digitized by Google

Digitized by Google

ABHANDLUNGEN

FÜNFUNDVIERZIGSTER BAND.

Digitized by Google

ABHANDLUNGEN

DER KÖNIGLICH SÄCHSISCHEN

GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN.

FÜNFUNDVIERZIGSTER BAND.

MIT 35 TAFELN UND 140 TEXTFIGUREN.

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER
1901.

Digitized by Google

ABHANDLUNGEN

DER MATHEMATISCH-PHYSISCHEN CLASSE

DER KÖNIGLICH SÄCHSISCHEN

GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN.

SECHSUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 35 TAFELN UND 140 TEXTFIGUREN.

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER
1901.

Digitized by Google

HARVARD C
APR 22 19
LIBRARY
Farrar fund

Digitized by Google

INHALT.

Seite

E. Beckmann, Neue Vorrichtungen zum Färben nichtleuchtender Flammen (Spektrallampen). Mit 2 Tafeln 1

W. Ostwald, Periodische Erscheinungen bei der Auflösung des Chroms in Säuren. Zweite Mittheilung. Mit 16 Textfiguren 25

O. Fischer, Der Gang des Menschen. III. Theil: Betrachtungen über die weiteren Ziele der Untersuchung und Ueberblick über die Bewegungen der unteren Extremitäten. Mit 7 Tafeln und 3 Textfiguren 85

W. His, Lecithoblast und Angioblast der Wirbelthiere. Histogenetische Studien. Mit 102 Textfiguren 171

S. Garten, Ueber rhythmische, elektrische Vorgänge im quergestreiften Skelettmuskel. Mit 13 Doppeltafeln 329

R. Fick, Ueber die Bewegungen in den Handgelenken. Mit 8 Figuren im Text, 7 photographischen und 3 lithographischen Tafeln 415

O. Fischer, Der Gang des Menschen. IV. Theil: Ueber die Bewegung des Fusses und die auf denselben einwirkenden Kräfte. Mit 3 Tafeln und 11 Textfiguren 469

Digitized by Google

PERIODISCHE ERSCHEINUNGEN

BEI DER AUFLÖSUNG DES CHROMS IN SÄUREN

VON

W. OSTWALD.

ZWEITE MITTHEILUNG.

Des XXVI. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe
der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften

N° II.

MIT 16 TEXTFIGUREN.

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER
1900.

Digitized by Google

Vorgetragen für die Abhandlungen am 5. Februar 1900.
Das Manuscript eingereicht am 19. Februar 1900.
Den letzten Bogen druckfertig erklärt am 12. März 1900.

Digitized by Google

PERIODISCHE ERSCHEINUNGEN

BEI DER AUFLÖSUNG DES CHROMS IN SÄUREN;

ZWEITE MITTHEILUNG

VON

W. OSTWALD.

Digitized by Google

1. Von verschiedenen Freunden und Fachgenossen bin ich aufmerksam gemacht worden, dass periodische Erscheinungen, die mit denen der Passivität verknüpft sind, schon früher von anderen Forschern, insbesondere von Schönbein beobachtet worden seien. Mir waren diese Beobachtungen nicht unbekannt, habe ich doch über sie bereits früher[1]) geschichtlich berichtet. Ob und wieweit sie mit den periodischen Erscheinungen am Chrom übereinstimmende Ursache haben, kann sich erst herausstellen, nachdem beide Gruppen von Thatsachen genauer erforscht sind, als gegenwärtig der Fall ist; inzwischen wird es vielleicht das Interesse an diesen lange vernachlässigten Vorgängen steigern, wenn hier zunächst ein Bericht über jene älteren Forschungen gegeben wird.

Die erste Nachricht über ein regelmässiges Alterniren der chemischen Reaction finde ich in einer Arbeit von Fechner, welche im Anschlusse an die älteren Untersuchungen von Keir[2]) und Wetzlar[3]) die Passivität des Eisens in silberhaltiger Salpetersäure behandelt.[4])

Der Versuch von Fechner bestand darin, dass er Eisen in Silberlösung passiv machte, und dann Salpetersäure in ziemlich beträchtlicher Menge zu der Flüssigkeit setzte, so dass in ihr frisches Eisen unter heftiger Reaction angegriffen wurde. Bei einem bestimmten Betrage der Säure wurde auch das passive Stück aktiv, ging aber bald wieder in den passiven Zustand über. „Ich habe jedoch bei wiederholten Versuchen bemerkt, dass die Erscheinung hierbei gewöhnlich noch nicht stehen blieb, vielmehr das Auflösen des Eisens und Wiederblankwerden nebst Auflösen des gefällten Silbers wohl 4 bis 6 Mal, oft sehr schnell hinter einander, abwechselten, wobei jedesmal die Ablenkung der Magnet-

1) Elektrochemie, S. 699. Leipzig, 1896.

2) Phil. Trans. 1790, 359. — Schweigg Journ. f. Chemie und Physik 53,151. 1828.

3) Schweigg Journ. 49, 470. 1827.

4) Schweigg Journ. 53, 141. 1828.

Digitized by Google

nadel auf das Entgegengesetzte übersprang, bis das Eisenstäbchen zuletzt jedesmal unwirksam liegen blieb".

In einer späteren Arbeit von Herrschel[1]) finden sich ähnliche Beobachtungen mit Salpetersäure ohne Silber mitgetheilt. Auch er hat Intermittenzen gesehen, wenn die Concentration der Säure zwischen der lag, bei welcher das Eisen sofort inaktiv wurde, und der geringeren, bei der es auch unter dauernder Einwirkung nie den passiven Zustand annahm. „In diesem Zwischenstadium sieht man eine sehr bemerkenswerthe Erscheinung, welche zuweilen eintritt: die Wirkung hört für einen Augenblick auf, beginnt dann wieder, und so mehrmals hinter einander mit krampfhaften Intermittenzen, die sich in Zwischenräumen von 1/2 bis 1/5 Sekunde wiederholen, zuweilen aber so schnell, dass man sie nicht zählen kann. Sind sie langsam, so sieht man deutlich, dass das Aufhören der Wirkung sich von dem einen Ende des Drathes zum anderen fortpflanzt, ohne dass man sagen könnte, warum sie an dem einen Ende früher aufhört, als an dem anderen."

2. Ganz ähnliche Erscheinungen beschreibt etwas ausführlicher Schönbein.[2])

„Hat man entweder einen Eisendrath oder die Enden eines zur Gabel gebogenen durch wiederholtes Eintauchen in Salpetersäure von 1·35 und einer Temperatur von 12° bis 15° indifferent gemacht, befinden sich die Gabelenden in der Säure und berührt man vermittelst eines in dieselbe tauchenden Kupfer- oder Messingdrathes eines der Drathenden, so werden gemäss meiner früheren Angabe beide gleichzeitig und zwar im vorliegenden Falle langsam aktiv. Diese Thätigkeit ist jedoch nicht, wie man erwarten sollte, eine stetige, sondern sie findet stossweise statt; mit anderen Worten, es wird unter diesen Umständen der Eisendrath abwechselnd passiv und aktiv und dies geschieht anfänglich in Intervallen von etwa einer Zeitsekunde welche jedoch im Verlaufe der Action immer kürzer werden, bis endlich die rasche Wirkung eintritt. .... Hier und da ereignet es sich, dass nach einer gewissen Zahl solcher Stosswirkungen der Eisendrath in den Zustand vollkommener Indifferenz zurücktritt, welcher Zustand indessen immer wieder aufgehoben wird, wenn man das Eisen innerhalb der Säure mit einem Messing- oder Kupferdrathe berührt. Sehr häufig zeigt sich

1) Ann. Chim. Phys. 54, 87. 1833.
2) Pogg. Ann. 38, 444. 1836.

Digitized by Google

aber beim Eisendrath diese Tendenz zum Rückfalle in die Indifferenz so stark, dass die stossweise Thätigkeit nur dadurch unterhalten werden kann, dass man das Eisen in fortwährender Berührung mit einem Messingdrath erhält.

„Veranlasst man in der nämlichen Säure an mehreren, unter einander nicht verbundenen Dräthen gedachte Pulsationen, so finden an denselben die Stösse nicht ganz gleichzeitig statt; immer erfolgen sie an dem einen Drath etwas rascher, als an dem anderen, jedoch ist die Differenz nie sehr gross; bringt man aber die Dräthe entweder innerhalb oder ausserhalb der Säure in leitende Verbindung, so finden an dem ganzen Drathsysteme die Pulsationen haarscharf gleichzeitig statt, und tritt dauernde Indifferenz an einem Drathe ein, so erfolgt die nämliche in demselben Augenblicke an allen übrigen Dräthen, wie gross auch deren Anzahl sein mag. . . .

„Wendet man eine Säure $1 \cdot 35$ an und erwärmt dieselbe nach und nach, so tritt die Erscheinung um so schwieriger ein, je höher der Wärmegrad geht, auch erfolgen die Pulsationen mit Steigerung der Temperatur immer schneller auf einander, bis endlich bei einem bestimmten Wärmegrad der Säure, den ich aber noch nicht genau ausgemittelt habe, die rasche Wirkung eintritt, die immer eine stetige ist. . . . Ein beachtenswerther Umstand ist, dass diese immer an der Oberfläche der Säure und niemals unterhalb derselben beginnt, was wohl nicht aus einer Verschiedenheit der Temperatur der verschiedenen Flüssigkeitsschichten erklärt werden kann. Was nun die das fragliche Pulsiren aufhebende Wirkung des Wassers betrifft, so lässt sich diese leicht nachweisen. Lässt man z. B. in die Säure, in welcher ein Eisendrath eben pulsirt (ich weiss für die Erscheinung keinen besseren Ausdruck zu brauchen), Wassertropfen fallen, so erfolgen die Stösse um so schneller auf einander, je mehr Wasser zugesetzt wird, und hat die Säure einen bestimmten Verdünnungsgrad erreicht, der ebenfalls von mir noch nicht genauer bestimmt worden ist, so tritt die stetige rasche Wirkung ein, die durch kein Mittel mehr in die pulsirende ungewandelt werden kann."

Eine Erklärung der von ihm beobachteten Erscheinung giebt Schönbein nicht; vielmehr weist er auf den Widerspruch hin, in welchem sie mit den gebräuchlichen Anschauungen über chemische Verwandtschaft steht.

3. Dass die chemische Passivität in wesentlichem Zusammenhange mit dem elektrochemischen Verhalten des Eisens steht, ist von allen Beobachtern festgestellt und erörtert worden. Daher lassen sich hier gleich noch die Beobachtungen erwähnen, welche Fechner[1]) im Anschlusse an seine früheren (s. o.) mit Hilfe des Galvanometers angestellt hat. Seine Versuche bestanden darin, dass er zwei Metalle und eine etwa achtprozentige, schwach sauer reagirende Lösung von Silbernitrat mit einem Galvanometer in einen Kreis schloss, und die Ablenkungen beobachtete. Es ergab sich, dass wiederholte Schwächungen und Verstärkungen des Stromes, auch Umkehrungen seiner Richtung eintraten, namentlich wenn eines der Metalle Eisen war; da aber die Vorgänge durch die unmittelbare Einwirkung der Metalle auf die Silberlösung zu verwickelt sind, als dass sie Hoffnung auf eine ausreichende Zergliederung gewähren könnten, so mag es bei der Nachricht sein Bewenden haben, dass auch unter solchen Umständen mehrfache Umkehrungen oder Schwingungen beobachtet worden sind.

4. Die Erscheinungen des Passivwerdens durch Salpetersäure und des Pulsirens scheinen mit einander verbunden zu sein, denn es finden sich in der Litteratur noch einige Angaben für andere Metalle, wie Wismuth und Kobalt, die darauf hindeuten. Andere Flüssigkeiten, als Salpetersäure haben indessen anscheinend niemals Pulsationen beobachten lassen, und Schönbein giebt ausdrücklich an, dass die Halogensäuren die Entstehung der Passivität verhindern.

Dagegen erhält man ähnliche Vorgänge in grösserer Mannigfaltigkeit, wenn man verschiedene Metalle zur Anode einer Zersetzungszelle macht. Hier rühren die ersten Beobachtungen von Schönbein her, der sie am Eisen in verdünnter Schwefelsäure gefunden hat.

Er schloss eine „starke galvanische Zelle", wahrscheinlich eine Grovesche, durch eine Kathode von Platin und eine Anode aus Eisendrath in verdünnter Schwefelsäure und fand, dass dann das Eisen bald passiv wird. Dadurch entsteht eine so starke Polarisation, dass kein sichtbarer Strom mehr durch die Zelle geht, und die Wasserstoffentwicklung am Platin aufhört. Wird nun zwischen die beiden Elektroden eine Nebenleitung gelegt,

1) Pogg Ann. 47, 1. 1833.

Digitized by Google

durch die ein Teil des Stromes abgezweigt wird, so hängen die nun auftretenden Erscheinungen von dem Widerstande dieses Brückendrathes ab. Ist er sehr klein, so geht fast kein Strom durch die Zersetzungszelle, und es wird kein Wasserstoff entwickelt. Ist er etwas grösser, so verstärkt sich der Strom in der Zelle, und es tritt eine Wasserstoffentwicklung am Platin unter Lösung des Eisens zu Ferrosalz auf. Wird der Widerstand des Nebenschlusses noch grösser, so verstärkt sich der Strom in der Zersetzungszelle, und bald wird ein Punkt erreicht, wo das Eisen passiv wird und die Wasserstoffentwicklung wieder aufhört.

Ehe aber dieser Zustand endgültig erreicht ist, erscheint ein Zwischenstadium, in welchem der Strom in der Zelle und die Wasserstoffentwicklung intermittirt oder pulsirt.[1])

Dieses war bei Schönbeins Versuchsanordnung eingetreten, als der Verbindungsdrath aus Kupfer beim Durchmesser von einer halben Linie eine Länge von etwa 18 Fuss hatte (was einem Widerstand von rund 0·06 Ohm entspricht). „Alsdann entwickelt sich kein Wasserstoff an der negativen Elektrode im Augenblicke, wo man die beiden Quecksilbernäpfe (des Nebenschlusses) durch den Drath verbindet. Wenn man aber während einiger Sekunden den so gebildeten Stromkreis geschlossen lässt, so beginnt sich der Wasserstoff an der negativen Elektrode zu entwickeln, und zwar mit grösserer Lebhaftigkeit, als wenn der Drath nicht so lang wäre. Doch dauert diese Gasentwicklung nur einige Sekunden, worauf ein Ruhezustand folgt; dann beginnt die Entwicklung nach kurzer Zeit wieder, um ein zweites Mal aufzuhören, und dieser Wechsel wiederholt sich ziemlich lange, bis schliesslich der positive Eisendrath in den Zustand vollständiger Passivität übergeht."

Ueber die Deutung dieser Erscheinungen war Schönbein im wesentlichen klar, denn er setzt später auseinander, dass, wenn der Drath durch einen nur eben zureichenden Strom passiv gemacht worden ist, und kein Strom weiter durchgeht, die lösende Wirkung der verdünnten Schwefelsäure auf den passivirenden Ueberzug sich geltend macht. Ist dann der Ueberzug verschwunden, so kann wieder der Strom durchgehen, passivirt das Eisen und die Erscheinungen wiederholen sich in derselben Reihe.

Auch mit anderen Metallen hat Schönbein Versuche angestellt,

1) Archives de l' électricité, 2, 269. 1842.

aber nur beim Kupfer ähnliche Erscheinungen in abgeschwächter Form erhalten können. Als unter allen Umständen wesentlich erwies es sich, dass der Elektrolyt an der Anode Sauerstoff entwickelte; trat an dessen Stelle ein Halogen auf, so konnte weder Passivität, noch Pulsation erreicht werden.

5. Ziemlich ähnlich diesen zweiten Arbeiten Schönbeins waren die Untersuchungen von Joule[1]), die sich indessen auf ein etwas ausgedehnteres Material und mannigfaltigere Umstände erstreckten. Er fand unregelmässige Leitung bei der Anwendung einer Anode aus amalgamirtem Zink unter der Wirkung von 6 Daniellzellen, also bei etwa 6·7 V. Spannung. Die Nadel des eingeschalteten Galvanometers machte die wunderlichsten Bewegungen, und die Platte zeigte verschiedenes Aussehen je nach der Stromstärke, indem sie sich während des starken Stromes mit einem weisslichen Ueberzug bedeckte, der den Strom schwächte, dann plötzlich verschwand und wieder einen starken Strom entstehen liess.

Regelmässiger wurden die Verhältnisse, als eine Kathode von amalgamirtem Zink und eine Anode von starkem Eisendrath benutzt wurde. Bei 5 Zellen fand eine ununterbrochene Entwicklung von Sauerstoff am Eisen statt; als aber die Batterie auf drei Zellen reducirt wurde, entstand eine intermittirende Wirkung. „Zuerst wurde das Eisen gelöst und die Nadel wurde auf 45° abgelenkt. Dann begann es Sauerstoff zu entwickeln und die Nadel fiel gleichzeitig schnell, bis sie bei 15° stand; dann hörte die Entwicklung des Sauerstoffs plötzlich wieder auf und die Nadel sprang vorwärts und schwang um ihre frühere Ruhelage bei 45°. Das Eisen blieb in jedem dieser Zustände rund eine halbe Minute, und ein weisses Häutchen zog sich jedesmal über seine Oberfläche in dem Augenblicke, wo der Sauerstoff sich eben entwickeln wollte, und verschwand plötzlich, wenn die Entwicklung aufhörte.

„Nachdem ich diese merkwürdige Erscheinung einige Zeit beobachtet hatte, fiel mir ein, zu versuchen, was geschehen würde, wenn ich zwei Zersetzungszellen mit der Batterie verbinden würde, so dass sich der Strom zwischen den beiden positiven Elektroden von Eisen theilen müsste. Als ich den Versuch machte, ergab sich, dass die Wirkung in beiden Zellen intermittirte und dass merkwürdiger Weise der Zustand beider Eisendräthe sich gleich-

1) Phil. Mag. 24, 106. 1844.

Digitized by Google

zeitig veränderte. Sie begannen immer Sauerstoff ungefähr zu derselben Zeit zu entwickeln, und wenn einer von ihnen aufhörte, Sauerstoff zu entwickeln und oxydirt und aufgelöst wurde, so geschah das gleiche mit dem anderen in demselben Augenblicke.

„Wenn beide Elektroden Sauerstoff entwickelten, so war es nur nöthig, eine von ihnen einige Augenblicke herauszuheben, so dass ein kleiner Teil ihrer Oberfläche der Luft ausgesetzt war und sie dann wieder in die Säure zu tauchen. Augenblicklich nahmen beide Eisendräthe den entgegengesetzten Zustand an. Die gleiche Wirkung trat ein, wenn eines der Eisenstücke unterhalb der Säure mit einem Stück Eisen oder Zink berührt wurde."

Die Erklärung, welche Joule giebt, ist im wesentlichen die gleiche, wie sie Schönbein gegeben hatte, und geht nur insofern weiter, als das Eintreten der Passivität bei starkem Strome in sehr interessanter Weise durch die Verarmung der dem Eisen zunächt befindlichen Schicht am Ion SO_4 erklärt wird, wodurch der Sauerstoff des Wassers zur Entwicklung gebracht und damit die Passivirung des Eisens bewirkt wird. Joule schliesst sich hierin ganz den von Daniell entwickelten Ansichten an, die bekanntlich den modernen Ionentheorien in auffallendem Maasse nahe stehen.

Sehr zu beachten ist die Bemerkung, dass nicht alle Eisensorten sich in dieser Beziehung gleich verhalten. „Mit gewissen Proben von Eisen und Stahl gelang es mir überhaupt nicht, während ich mit einem Stücke rechtwinkligen gezogenen Eisens von $^1/_4$ Zoll Breite und $^1/_8$ Zoll Dicke die Intermittenzen mit zwei, drei, vier und sogar fünf Daniellschen Zellen erhalten konnte. In diesen Fällen war die Flüssigkeit (wie früher) aus einem Theil concentrirter Schwefelsäure und sechs Theilen Wasser zusammengesetzt; die negative Elektrode bestand aus platinirtem Silber und ein Diaphragma war vorhanden, um den an der negativen Elektrode entwickelten Wasserstoff von der positiven Elektrode fern zu halten."

Die Messung der unter diesen Umständen auftretenden Stromstärken ergab, dass ihr Unterschied in den beiden Zuständen annähernd den gleichen Werth hatte. Dies bedeutet, da der Widerstand vermuthlich sich nicht erheblich änderte, dass zwischen beiden Zuständen ein bestimmter Potentialunterschied in der Zelle, und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach am Eisen vorhanden war.

Digitized by Google

Die Wiederholung der oben erwähnten Versuche mit amalgamirtem Zink ergab, dass bei 6—10 Daniellzellen die Erscheinung des Alternirens eintrat, nur folgten sich die beiden Zustände sehr schnell, so dass fünf Sekunden fast die längste beobachtete Periode war. Auch hier verhielten sich zwei neben einander in denselben Kreis geschaltete Zersetzungszellen isochron.

6. Gegen die Auffassung von Schönbein und Joule lässt sich geltend machen, dass sie die Hauptsache, das Pulsiren, nicht genügend erklärt. Nehmen wir an, das Eisen sei als Anode passiv geworden, und unterliege nun der Wirkung der verdünnten Säure. Dann wird der Strom nicht plötzlich einsetzen können, da der Ueberzug nur stufenweise verschwindet, sondern er wird allmählich stärker werden müssen, in dem Maasse, wie der Ueberzug dünner wird. Dann aber muss auch die passivirende Wirkung des Stromes zunehmen, und das Ende wird sein, dass beide Wirkungen, die lösende der verdünnten Säure, und die den Ueberzug regenerirende des Stromes sich gegenseitig die Waage halten, und an Stelle des Pulsirens ist hiernach die Einstellung auf eine mittlere Stromstärke zu erwarten.

Es ist für diese Ueberlegung offenbar gleichgültig, als was man den passivirenden Ueberzug auffasst. Es ist nur die Voraussetzung gemacht worden, dass die Passivität nicht plötzlich eintritt, sondern stufenweise; und gerade dieses ist von Schönbein zu wiederholten Malen betont und mit Versuchen aller Art belegt worden.

Fragt man, was vorhanden sein muss, damit das Pulsiren eintritt, so ist die Antwort, dass der Ablauf der Vorgänge an irgend einer Stelle unstetig werden muss, so dass er den wirksamen Ursachen nicht annähernd proportional bleibt. Könnte ein Umstand nachgewiesen werden, durch welchen nach einem gewissen Betrage der Einwirkung der lösenden Säure der noch übrige passivirende Ueberzug plötzlich verschwindet, oder durch welchen während der langsamen Entstehung der Passivität diese plötzlich auf einen hohen Werth springt, so wäre damit die Erklärung gegeben.

7. Die Aehnlichkeiten und Unterschiede, welche die von mir am Chrom beobachteten Erscheinungen den eben geschilderten gegenüber zeigen, lassen sich aus dem Gesagten ohne weiteres entnehmen, so dass sie nicht besonders erörtert zu werden brauchen.

Digitized by Google

Wohl aber geben mir jene Mittheilungen Veranlassung, einige einfache Versuchsanordnungen zu beschreiben, mittelst deren man gegebene Proben des Metalls auf ihre Fähigkeit, sich periodisch zu lösen, untersuchen, und die entsprechenden Thatsachen einem grösseren Kreise anschaulich machen kann.

Leitet man den Wasserstoff, der sich bei der genannten Reaction entwickelt, in eine mit Wasser gefüllte, schwach geneigte Röhre, so wandern die einzelnen Blasen die Röhre entlang und lassen zwischen einander Abstände beobachten, welche der Entwicklungsgeschwindigkeit umgekehrt proportional sind. Zweckmässiger als mit Wasser füllt man die Röhre mit etwas verdünntem Glycerin, da es leichter ist, hierin regelmässige Erscheinungen zu erhalten. Man übersieht dann unmittelbar an der Blasenreihe die schnelle und langsame Entwicklung, und kann sie, wenn man die Röhre in das Lichtbündel eines Projektionsapparates stellt, einem grösseren Auditorium vorführen.

Um die Unterschiede der elektromotorischen Kraft je nach den beiden Reactionsweisen des Chroms vorzuführen, verbindet man mit den beiden Klemmen eines Galvanometers zwei Platindräthe, an welchen einerseits ein Stück schwingendes, andererseits ein Stück nicht schwingendes Chrom befestigt ist. Werden beide Stücke in Salzsäure gebracht, so dass sie sich nicht berühren, so macht das Galvanometer bald regelmässige Ausschläge, welche die gleiche Periode haben, wie die Gasentwicklung. Dabei ergiebt sich, dass das schwingende Chrom im thätigen Zustande anodischer, im trägen Zustande kathodischer ist, als das nicht schwingende Metall, denn die Ausschläge erfolgen abwechselnd nach beiden Seiten der Ruhelage. Diese Thatsache erscheint von Wichtigkeit für die Theorie der Erscheinung.

Man kann auch ohne grosse Schwierigkeit die Gleichzeitigkeit der chemischen und der elektrischen Wirkung nachweisen. Zu diesem Zwecke bringt man den Drath mit dem schwingenden Chrom in eine beiderseits offene weite Röhre, die unten mit Pergamentpapier oder Thierblase festgebunden und dann mit Salzsäure gefüllt ist. Das andere Ende der Röhre wird mit einem durchbohrten Stopfen verschlossen, durch welchen das Gasableitungsrohr nach dem Blasenzähler führt. Diese Vorrichtung wird in ein grösseres Glas mit Salzsäure gestellt, welches das nicht schwingende Chrom an seinem Drath aufnimmt. Man sieht

Digitized by Google

dann, wie in gleichem Rhythmus die enge und weite Reihe der Gasblasen im Blasenzähler und der rechte oder linke Ausschlag im Galvanometer auftreten. Und zwar eilt die elektrische Er-

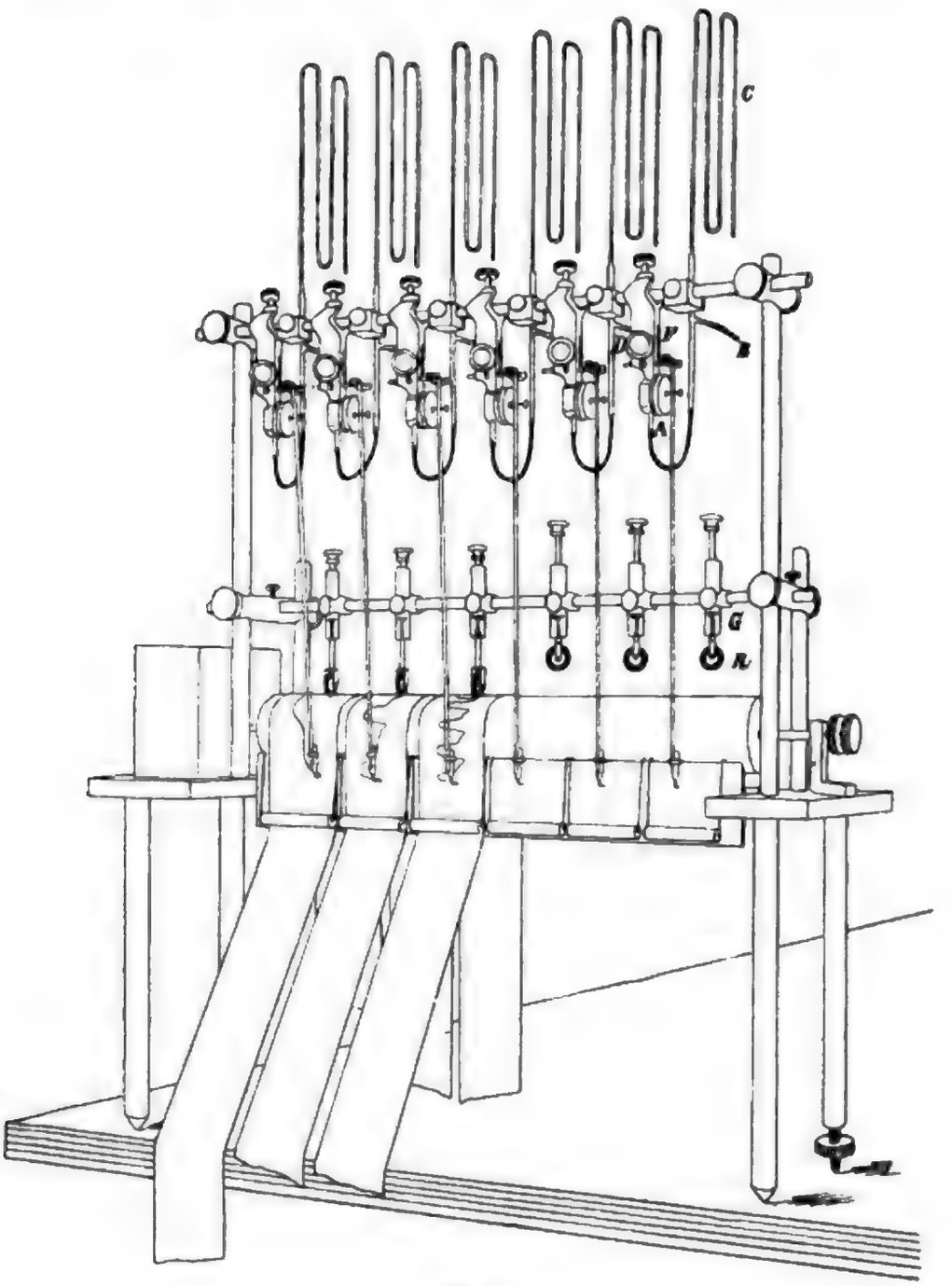


Fig. 1

scheinung der Gasentwicklung etwas voraus, was sich ohne weiteres aus dem schädlichen Raume im Gasentwickler erklärt.

Mittelst dieser einfachen Hilfsmittel kann man sich leicht von den Haupterscheinungen überzeugen; insbesondere ist die Beschleunigung der Perioden durch Erhöhung und ihre Verlang-

Digitized by Google

sammung durch Erniedrigung der Temperatur, sowie der Einfluss der Katalysatoren auf solche Weise unzweideutig zu beobachten und vorzuführen.

8. Für die andauernde Beobachtung und Messung kann natürlich nur ein Registrirverfahren benutzt werden. Das in der ersten Abhandlung beschriebene hat sich dauernd bewährt, nur habe ich an dem Apparate einige Aenderungen angebracht, die ein bequemeres und genaueres Arbeiten bezwecken.

Fig. 1 und 2 zeigen den Apparat in seiner gegenwärtigen Gestalt, wie er mir in sorgfältiger Ausführung vom Mechaniker des physikalisch-chemischen Instituts, Herrn F. Köhler, erbaut worden ist.

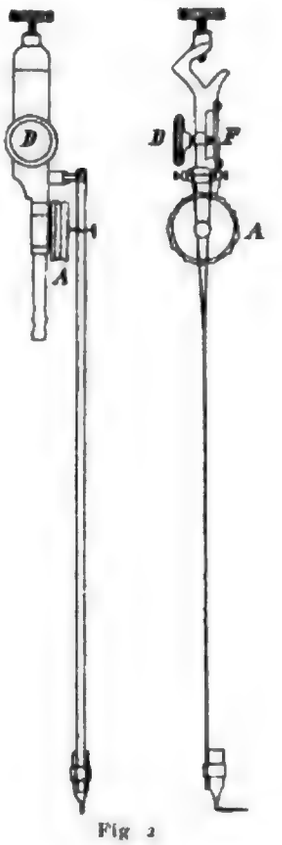


Fig. 2

Die Schreibkapsel *A* (Fig. 2) ist aus Hartgummi gedreht. Dies hat den grossen Vortheil, dass sich die Gummihaut darauf viel länger in brauchbarem Zustande erhält, als bei einer metallenen Kapsel. Das Messing macht an der Stelle, wo die Gummihaut dicht aufliegt, dieses Material bald mürbe und undicht, so dass ich in meinem älteren Apparate den Gummi alle zwei Wochen erneuern musste. Mit dem Bezug des neuen Apparates habe ich nun vier Monate gearbeitet, ohne dass er einer Erneuerung bedurft hätte.

Um die Gummihaut auf die Kapsel zu bringen, benutzt man einen Gummistopfen von etwas grösserem Durchmesser, als die Kapsel. Ueber diesen wird erst ein Gummiring gestreift, der die Haut festhalten soll, und dann wird mittelst eines Tropfens Wasser die Gummihaut an der Stirnfläche des Stopfens festgeklebt. Setzt man nun den Stopfen auf die Kapsel und streift den Gummiring vom Stopfen ab, so dass er in die Nuthe der Kapsel gelangt, so ist alsbald die Gummihaut mit der erforderlichen geringen Spannung befestigt, und man ist des lästigen Festbindens überhoben.

Die Kapsel wird mittelst eines zwischengelegten Gummiringes luftdicht auf einen messingnen Träger geschraubt, dessen Gestalt aus der Zeichnung Fig. 3 hervorgeht. Der Träger besteht aus zwei Stücken, die durch eine starke Feder *F* mit einander verbunden

Digitized by Google

sind; auf diese wirkt eine Druckschraube *D*. Durch diese kann man die Kapsel in ihrer Ebene bewegen und den an ihr befindlichen Schreibhebel fein auf die Schreibfläche einstellen. Diese Einrichtung ist für bequeme und genaue Arbeit sehr wesentlich.

Der Schreibhebel ist in Spitzen gelagert und in seinem oberen Theile an einer Stelle so dünn gearbeitet, dass er leicht federt. Dadurch legt sich die Schreibfeder auch bei stärkerem Anziehen der Schraube stets nur leicht gegen das Papier. Die Versuchsgläschen werden mittelst Gummischlauchs bei *B* mit dem Druckschreiber verbunden. *C* ist die Ausflusscapillare.

Die Walze hat genau 120 mm Umfang, so dass eine Minute durch 2 mm dargestellt wird. Sie wird durch ein gewöhnliches Uhrwerk getrieben, das gegen Säuredämpfe durch Einbauen in einen Kasten geschützt ist.

Zum Schreiben habe ich theilweise endloses Papier von 4 cm Breite, theilweise Streifen von 1 m Länge verwendet. Wiewohl ersteres bequemer in der Anwendung ist, habe ich meist mit letzterem gearbeitet, da ich das erforderliche dünne Schreibpapier nicht in Rollen erlangen konnte. Die Streifen werden zweckmässig mit laufenden Nummern versehen und mit diesen im Protokoll aufgeführt; dadurch sichert man sich gegen Verwechselungen und Missverständnisse.

Zum Mitnehmen des Papiers ist die Walze mit „Längsstrich", d. h. mit einer schwachen Rauhung parallel der Achse versehen. Die Streifen werden ausserdem durch die Rädchen *R* angedrückt, deren Felge mit einem dicken Gummiring versehen ist, und die durch eine in der Führung *G* vorhandene Feder gegen die Walze gedrückt werden. Soll ein Streifen nicht mitgenommen werden, so hat man nur das Rädchen zu heben, und durch eine kleine Drehung in Ruhe zu setzen, wofür Stift und Schlitz in der Führung vorgesehen sind.

Ueber die Schreibfedern ist das nöthige bereits in der ersten Mittheilung gesagt worden. Der bequemeren Ablesung wegen verwende ich jetzt ein Gemisch von einem gelbrothen und einem violettblauen Anilinfarbstoff. Das Gemisch schreibt schwarz und wird auch in der photographischen Aufnahme schwarz wiedergegeben. Ein wenig Glycerin in der Lösung verhindert dauernd das Eintrocknen und Verstopfen der Feder.

Digitized by Google

9. Um die Genauigkeit, mit welcher dieser Apparat die Zeiten aufzeichnet, zu bestimmen, habe ich an einer Uhr mit Sekundenzeiger einen kleinen Hebel so befestigt, dass der Sekundenzeiger bei jedem Umgange den Hebel einmal berührte und um zwei Millimeter aus seiner Ruhelage brachte. Dieser Hebel war mit dem Schreiber des Apparates durch einen Faden verbunden, und es entstand daher auf dem Papierstreifen eine Linie, die in Zwischenräumen, die je einer Minute entsprachen, einen Querstrich trug. Die Zeit, während welcher der Hebel abgelenkt war, betrug zwei bis drei Sekunden, so dass keine Zacke, sondern ein einfacher Querstrich geschrieben wurde, denn das Papier bewegte sich in dieser Zeit um weniger als ein Zehntelmillimeter vorwärts.

Der Hauptfehler, welcher hier zu befürchten ist, besteht in der Excentricität der Walze. Da der erste Versuchsapparat in dieser Beziehung ohne besondere Sorgfalt gebaut worden war, und beim Nachmessen in der That Excentricität erkennen liess, welche einem grössten Zeitfehler von 20″ entsprach, so wurde der oben beschriebene neue Apparat mit einer Walze versehen, die mit besonderer Genauigkeit abgedreht worden war, und es wurde gleichzeitig die Lagerung der Axe verbessert. Das Ergebniss war, dass der von der Excentricität herrührende Fehler auf weniger als 0,1 mm reducirt war, denn beim Vergleich der geschriebenen Zeitlinien mit einem richtig getheilten Maassstabe liessen sich keine grösseren Abweichungen erkennen. Gleichzeitig ergab sich, dass der Umfang der Walze so genau gleich 120 mm gemacht worden war, dass der Fehler höchstens $\frac{1}{3}$ Prozent betrug. Die Apparatenfehler sind demnach so gering, dass sie gar keinen merklichen Einfluss auf die Ergebnisse der Messungen ausüben können und ich möchte nicht unterlassen, Herrn Köhler für die gute und verständnissvolle Ausführung des „Chemographen“ die gebührende Anerkennung auszusprechen.

10. Da sich ein grosser Einfluss der Temperatur auf die Dauer der Perioden herausgestellt hatte, so mussten genauere Versuche bei constanter Temperatur ausgeführt werden. Der gebräuchliche Thermostat hat hierbei einige Abänderungen erfahren, die wegen ihrer Bequemlichkeit hier beschrieben werden mögen.

Als Regulator dient einer mit Toluolfüllung (Fig. 3), wie er in meinem Laboratorium seit einigen Jahren gebraucht wird. Um ein bequemes Einstellen auf bestimmte Temperatur zu ermög-

Digitized by Google

lichen, ist er nach Art des Reichert'schen Regulators mit einem seitlichen Stutzen versehen, in welchem eine eiserne Schraube aus- und einwärts bewegt werden kann.

Das Rühren wird durch einen Luftstrom besorgt. Diese Einrichtung wurde gewählt, weil der Thermostat auch für Temperaturen dienen sollte, die in der Nähe oder unterhalb der Zimmertemperatur lagen. Hierzu diente folgende Anordnung.

Das Fallrohr einer kleinen Tropfpumpe, die aus einem 1,5 m höher angebrachten Gefäss gespeist wurde, endete innerhalb des Thermostaten in einen umgekehrten Glockentrichter, der durch

Fig. 3.

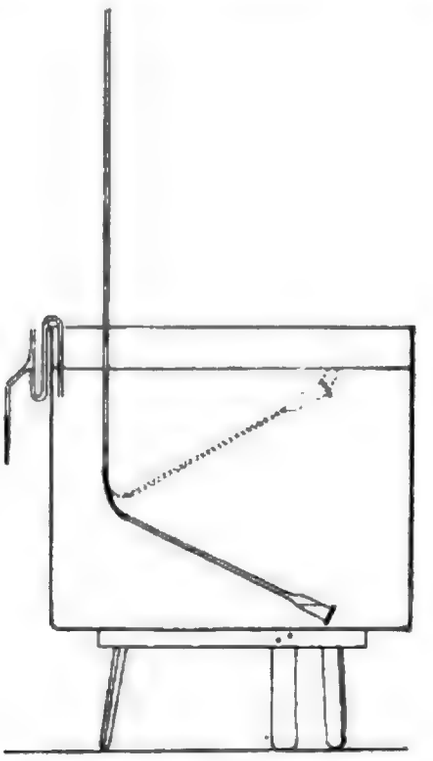


Fig. 4.

ein Stück Gummischlauch mit dem Fallrohr beweglich verbunden war (Fig. 4). Das Gemenge von viel Luft und wenig Wasser, welches eine solche Pumpe[1]) liefert, trat in den beweglichen Trichter hinein, und wenn sich eine bestimmte Menge Luft darin angesammelt hatte, so hob sich der Trichter, und entliess die Luft in Gestalt einer grossen Blase. Durch diese und die schwingende Bewegung des Trichters erfolgte ein völlig ausreichendes Umrühren. Das gleichzeitig eintretende Wasser, das die niedrige Temperatur der Wasserleitung hatte, compensirte

1) Zeitschr. f. phys. Chemie 2, 603. 1888.

Digitized by Google

dabei die Wirkung der Ruheflamme des Regulators so weit, dass die Temperatur von 20° im Thermostaten dauernd erhalten werden konnte, obwohl die Zimmertemperatur zuweilen bis fast zu gleicher Höhe gestiegen war.

Durch einen Ueberlaufheber, dessen Form und Wirkungsweise sich aus Fig. 4 ergiebt, wurde der Wasserstand im Thermostaten auf gleicher Höhe gehalten. Dies ist auch eine Annehmlichkeit der beschriebenen Einrichtung, da die Höhenänderungen durch Verdunstung oder Aus- und Einbringen von Gefässen sich selbstthätig ausgleichen.

11. Als nächste Aufgabe für die eingehendere Erforschung der in meiner ersten Abhandlung geschilderten periodischen Aenderungen in dem Angriffe der Säuren auf gewisse Proben metallischen Chroms hatte ich messende Versuche über die zunächst nur in grossen Zügen gekennzeichneten Einflüsse der Temperatur, der Säureconcentration und katalytischer Zusätze ins Auge gefasst.

Für diesen Zweck war es wesentlich, ein geeignetes Material zu haben, an dem die Erscheinungen constant genug zur Ausführung von wirklichen Messungen verliefen. Die S. 235 der ersten Abhandlung erwähnten Proben alten Chroms gaben zwar Schwingungen; diese waren aber sehr wenig regelmässig, so dass sie sich zu genaueren Messungen nicht eigneten; die alten anfänglich benutzten Proben dagegen, welche sehr gute Wellen gegeben hatten, waren bis auf geringe Reste verbraucht.

In dieser Lage war es mir von höchstem Werthe, dass Dr. Goldschmidt sich auf meine Bitte bereit erklärte, Schmelzungen von neuen Proben vorzunehmen, durch welche die willkürliche Herstellung von schwingendem Chrom geeigneter Beschaffenheit erzielt werden sollte. Auch hatte bereits die erste Probeschmelzung, die auf schwefelhaltiges Chrom durch Zusatz von kleinen Mengen Gips zu dem Schmelzgut gerichtet war, den seinerzeit (S. 249, Anmerkung) berichteten günstigen Erfolg.

Indessen war damit die Sache keineswegs endgültig erledigt. Nicht nur verhielten sich die Proben nicht ihrem Gehalt an Schwefel, wie ihn die Analyse ergeben hatte, entsprechend, sondern es zeigte auch anderes Chrom aus früheren Schmelzungen, welches ungefähr ebensoviel Schwefel enthielt, wie die schwingenden Proben, keine Perioden, auch unter möglichst verschiedenen Verhältnissen von Temperatur, Säuregehalt und Zusätzen aller Art.

Digitized by Google

Herr Dr. Goldschmidt hat sich daher mit mir vereinigt, um diese Frage systematisch zu untersuchen, und wir werden später über unsere Ergebnisse gemeinsam berichten. Inzwischen habe ich an dem eben erwähnten Material der gipshaltigen Schmelzen eine Anzahl neuer Beobachtungen machen können, welche so unerwartete Verhältnisse aufgedeckt haben, dass mir eine eingehendere Untersuchung wünschenswerth und gerechtfertigt erschien.

Das fragliche Metall war ein kleiner Regulus von etwa 60 g Gewicht, der aus dem gewöhnlichen Gemisch von Chromoxyd und Aluminium unter Zusatz von etwas Gips erhalten worden war, und bei der von Dr. Goldschmidt geleiteten Analyse (durch Auflösen in Salzsäure und Aufnahme des Schwefelwasserstoffs aus dem entweichenden Gase) einen Gehalt von 0,13 % Schwefel ergeben hatte. Ich bezeichne das Metall kurz als Cr 13.

Das Metall wurde in Stückchen von durchschnittlich 0,15 g Gewicht zerkleinert und die Stückchen so ausgelesen, dass sie keine Schlacke oder Gusshaut enthielten. Die Beobachtung hatte gezeigt, dass letztere sehr häufig Unregelmässigkeiten in den Wellen hervorbrachten, welche bei den reinen Stücken ausblieben. Der nothwendigen Sparsamkeit mit dem einstweilen noch einzigen Material wegen wurden mit den unreinen Stücken solche Vorversuche angestellt, bei denen es auf die Regelmässigkeit der Perioden nicht ankam. Da ein Stückchen Metall von 0,15 g für eine mehrstündige Versuchsreihe genügte, und die zu messenden Perioden meist ziemlich kurz (einige Minuten) waren, so konnte trotz der geringen Menge des Materials doch eine ziemlich ausgedehnte Belehrung gewonnen werden.

12. Die messenden Versuche wurden zunächst so begonnen, dass ein Stückchen Cr. 13 in ein aus einem Läppchen Seidentüll gebildeten Beutel gebunden und mittelst eines Fadens innerhalb der Säure aufgehängt wurde. Der Tüll wurde so feinfädig und weitmaschig gewählt, wie er sich mit seiner Anwendung nur vertrug. Jedes neue Stück Metall erhielt einen neuen Beutel.

Wurde das Metall mit seinem Beutel in doppeltnormale Salzsäure (die genau eingestellt war, und zu der ganzen Untersuchung, soweit nicht andere Concentrationen angegeben sind, ausschliesslich benutzt wurde) gehängt und sich selbst überlassen, während die Temperatur durch den Thermostaten bei 20° erhalten wurde, so begann meist nach sehr kurzer Zeit die Wasserstoffentwicklung.

Digitized by Google

und die Feder des Druckschreibers beschrieb eine aufsteigende Linie. Diese Linie erhielt bald eine kleine Einbiegung, die sich wiederholte, bei jeder Wiederholung tiefer wurde, und bald hatten sich schöne Schwingungen ausgebildet, deren Periode eine bis drei Minuten, je nach den Stücken, betrug, und die, wenn man den Versuch fortsetzte, unter langsamer Zunahme der Periode bis zur Erschöpfung des Materials andauerten, wie das früher (I, 228) beschrieben worden ist.

Es war nun zunächst festzustellen, ob ein Herausnehmen, Abwaschen, Abreiben, und ähnliches mechanisches Handhaben des Metalls, wie es bei der Uebertragung in andere Versuchsflüssigkeiten nothwendig war, auf die Periode einen Einfluss haben würde. Um die anderen Versuchsbedingungen so constant wie möglich zu halten, wurde folgendermaassen verfahren.

Man liess das Stück Metall in einer grösseren Menge der Säure (100 bis 250 ccm.) angehen, bis sich regelmässige Schwingungen ausgebildet hatten. Dann wurde das Metall herausgenommen, verschiedener Behandlung, wie angegeben unterworfen, und in dieselbe Säure zurückgebracht. Um diese aber nicht durch die wiederholten Proben immer wieder zu verändern, wurden diese Einzelversuche in je 10 ccm der Säure angestellt, die aus der Gesammtmenge in kleine Gläschen übergefüllt und nach dem Versuche verworfen wurden. So konnten 10, bez. 25 Versuche unter völlig gleichen Anfangsbedingungen bezüglich der Säure angestellt werden, und die von der Aenderung des Metalls während der langsamen Auflösung etwa herrührenden Einflüsse konnten beobachtet werden.

Unter diesen Umständen stellten sich in der That sehr regelmässige Wellen ein, die ganz bestimmten Regeln folgten und eine Messung der Periode auf einige Prozente ermöglichten. Die beobachteten Einzelheiten, welche zu den Maassregeln für die Gewinnung guter Messungen geführt haben, werden später im Zusammenhange mit diesen Messungen selbst besprochen werden. Hier soll zunächst auf eine Reihe anderer Erscheinungen eingegangen werden, welche bei der Fortführung dieser Arbeiten auftraten, und der Untersuchung vorläufig eine andere Richtung gaben.

13. Während nämlich die Wellen an Regelmässigkeit nur wenig zu wünschen übrig liessen, solange auf die eben beschriebene

Digitized by Google

Weise verfahren wurde, entstanden Unregelmässigkeiten, wenn ich die bereits benutzten Stücke des Metalls zu weiteren Versuchen in frischer Säure verwenden wollte. Die anfangs in verwirrender Mannigfaltigkeit auftretenden Abweichungen liessen sich schliesslich auf folgende Regeln bringen.

Fig. 5.

Lässt man ein frisches Stück Metall in reiner Säure angehen, so stellen sich die Schwingungen wie beschrieben ein, und dauern bis zur Erschöpfung des Metalls oder der Säure an. Fig. 5 giebt eine so erhaltene Aufzeichnung wieder.

Ueberträgt man das Metall in frische Säure, so macht es grössere und grössere Perioden, die schliesslich ganz aufhören: es „schläft ein" (Fig. 6). Dies Einschlafen besteht nicht darin, dass gar keine Auflösung mehr erfolgt, sondern darin, dass der Zustand langsamer Auflösung, der sonst mit dem schneller Auflösung abwechselt, jetzt dauernd bestehen bleibt.

Fig. 6.

Die Zahl der Perioden, die das in frische Säure übertragene Stück noch schreibt, ist grösser, wenn das Metall kurze Zeit nach dem Angehen übertragen wird; sie ist ferner grösser, wenn das Metall inzwischen nicht abgewaschen wird, sondern mit der anhängenden ersten Säure in die reine kommt. Wird dagegen das Metall vor der Uebertragung sorgfältig gewaschen, so macht es gewöhnlich nur eine Spitze, und schläft dann ein.

Wird das eingeschlafene Metall in die Säure, in der es angegangen ist, zurückgebracht, so beginnt es alsbald wieder zu schwingen. In der zweiten Säure schläft es dagegen wieder ein, und ebenso in ganz frischer Säure.

Säure, in welcher ein anderes Stück Metall angegangen ist, wirkt ebenso, wie die eigene Säure; das Metall schwingt darin schnell und regelmässig.

Vermischt man die Säure, in welcher ein Stück Metall angegangen ist, mit frischer Säure, so erhält sich die Fähigkeit, die Schwingungen zu unterhalten, zunächst unverändert. Nimmt man mehr und mehr frische Säure, so werden die Perioden länger,

Digitized by Google

und es tritt die Neigung zum Einschlafen auf. Bei bestimmten Werthen der Verdünnung, die indessen bei verschiedenen Angehversuchen sich verschieden erwiesen, verhält sich das Gemisch wesentlich wie frische Säure, d. h. das Metall will darin nicht schwingen.

Diese Eigenschaft der gebrauchten, wirksamen Säure erhält sich längere Zeit; Proben, die drei Wochen nach dem Angehen eines Stückes darin untersucht wurden, ergaben eine ebenso regelmässige Entwicklung der Wellen mit angeätztem Chrom, wie unmittelbar nach dem Angehen.

Es war mit einem Worte die Säure durch den Beginn der Auflösung eines frischen Stückes Metall unter den S. 42 geschilderten Verhältnissen in den Zustand versetzt worden, die Schwingungen zu unterhalten. Dieser Zustand verhielt sich wie ein stoffliches Ding, denn er konnte durch Vermischung mit unwirksamer Säure in seiner Wirkung vermindert und bis zur Unmerklichkeit geschwächt werden. Zur Erzeugung dieses Zustandes in der Säure war aber nothwendig frisches Chrom in der beschriebenen Weise erforderlich. Gebrauchtes Chrom konnte den Zustand nicht erzeugen.

14. Die Gesammtheit dieser Erscheinungen stellte ein Problem dar, dessen Lösung nicht eben nahe lag. Die von verschiedenen Seiten mir vorgeschlagene Auffassung, dass das schwingende Chrom in der Säure „molekulare Schwingungen" erzeuge, welche sich auf neue Stücke übertragen könnten, entsprach nicht der wissenschaftlichen Auffassungsweise, welche ich für die zweckmässige halte, und so begann für mich eine Reihe von Versuchen, eine weniger hypothetische Erklärung zu finden, die mir zunächst nur Enttäuschungen bereiteten.

Da die Eigenschaft an der Säure haftete, so konnte der Gehalt an Chrom oder an Wasserstoff, der durch die beginnende Reaction sich der Säure mitgetheilt hatte, die Ursache sein. Indessen verhielt sich Säure, welche durch Zusatz von Chromsalzlösungen oder durch Einleiten von Wasserstoff mit diesen Zusätzen versehen worden war, durchaus wie frische, so dass diese beiden Stoffe nicht betheiligt sein konnten.

Es war weiter möglich, dass folgender Umstand den Unterschied bewirkte. Die neuen Metallstücke hatten an der Luft gelegen, und konnten von daher irgend etwas aufgenommen haben, was sich der Säure mittheilte, und ihr die fragliche Eigenschaft

Digitized by Google

gab. Ich liess also angeätzte Stücke an der Luft liegen, und untersuchte sie nach einem Tage, und nach zwei Wochen. In keinem Falle wollten diese Stücke in frischer Säure dauernd schwingen.

Als ich dann von einem angeätzten Stücke mit der Beisszange einen Theil absprengte, und so eine frische Metallfläche erzeugte, konnte ich gleichfalls keine Wirkung wahrnehmen.

In dieser nahezu hoffnungslosen Lage, die mich widerstandslos den „Molekularschwingungen" auszuliefern drohte, griff ich schliesslich zu dem Unwahrscheinlichsten. Sollte das Tüllsäckchen, in welchem sich die Metallstücke befanden, die Ursache des sonderbaren Verhaltens sein?

Ich liess es zunächst fort, indem ich das Metall in einen kleinen Henkelkrug aus Glas brachte, der für den Abfluss der mit gelöstem Metall beladenen Säure ein Loch im Boden hatte. Dieser Krug wurde an einem Faden innerhalb der Säure aufgehängt.

Das Ergebniss der auf solche Weise nach verschiedenen Richtungen angestellten Versuche lässt sich dahin zusammenfassen, dass nun auch das frische Metall sich wie das angeätzte verhielt. Das Chrom Cr 13 konnte überhaupt nicht mehr zum regelmässigen Schwingen gebracht werden.

Dass hieran das Glas nicht schuld war, ergab sich daraus, dass in diesen Henkelkrügen meine älteren Chromproben die schönsten Wellen schrieben.

Es wurde nun zunächst das Metall in ein Tüllsäckchen gebunden und mit diesem in den Henkelkrug gesteckt, da noch die Möglichkeit eines Einflusses der im letzteren vorhandenen räumlichen Bedingungen zu erwägen war. Das Metall schwang indessen unter diesen Umständen, wie ohne das Glas.

Nun wurde frisches Metall im Henkelkrug in 10cc frischer Säure gebracht, und das Einschlafen abgewartet. Dann warf ich ein Stückchen Tüll, wie es zur Herstellung der Säckchen benutzt wurde, nämlich ein Quadrat von 3cm Seite und 0,005g Gewicht, in die Säure. Nach einigen Minnten begann das Chrom zu schwingen und schrieb die schnellen, und regelmässigen Wellen, die ich von den frischen Stücken her kannte.

Nun wurde ein neues Stückchen Tüll mit frischer Säure übergossen, und die Flüssigkeit nach einigen Minuten in ein neues

Digitized by Google

Gefäss übertragen. Diese Säure verhielt sich genau wie Säure, in welcher ein neues Stück Chrom angegangen war, und unterhielt die Schwingungen sowohl alter wie neuer Stücke des Metalls.

Dadurch war der wesentlichste Schritt zur Aufklärung dieser Erscheinungen gethan. Bei allen bisherigen Versuchen war das frische Chrom auch in einem frischen Tüllsäckchen gewesen, das alte dagegen in einem, welches die Einwirkung von Salzsäure und Wasser erfahren hatte. Es musste also im Tüll etwas enthalten sein, was sich in der Säure auflöst und dieser die Eigenschaft ertheilt, die Schwingungen zu unterhalten. Hätte ich gleich anfangs die Versuche in Glas ohne Tüll angestellt, so hätte ich am Cr 13 die Schwingungen überhaupt nicht beobachten können, und dieser Zufall war nothwendig, um den Weg in die neuen Erscheinungen zu öffnen.

15. Bei dem geringen Gewichte des bei jedem Versuche verwendeten Tülls, 0,005 g, und dem Umstande, dass die aus dieser Menge ausziehbare Menge des wirkenden Stoffes noch genügt hatte, um 250 ccm Salzsäure wirksam zu machen, musste ich auf ungewöhnliche Schwierigkeiten bei der Ermittelung des Stoffes gefasst sein, der im Tüll enthalten war, und durch dessen Uebergang in die Säure die Schwingungen des Cr 13 ermöglicht wurden. Doch erwiesen sich diese Schwierigkeiten in der That als viel kleiner, als erwartet worden war.

Da ich weissen Tüll angewendet hatte, so kamen weder Farb- noch Beschwerstoffe in Frage und ich wusste nicht Lösliches darin zu vermuthen, als die Appretur, d. h. Stärke, die durch das heisse Plätten theilweise in Dextrin übergegangen sein mochte. Ein Versuch mit Jodlösung liess alsbald die Anwesenheit von Stärke im Tüll erkennen, und so wurden sehr verdünnte Lösungen von Stärke und Dextrin hergestellt, und auf ihre Wirkung untersucht. Das Ergebnis war alsbald günstig; Dextrin und Stärke bewirken bereits in ausserordentlich geringer Menge, dass sich das Chrom Cr 13 unter regelmässiger Wellenbildung in Salzsäure auflöst.

Die Wirkung des Dextrins ist schon bei einem Gehalt von 0·000 01 in der Säure deutlich, und bei 0·0001 oder 0·01 % vollständig entwickelt. Stärke scheint etwas weniger wirksam zu sein. Verschiedene Proben Dextrin ergaben Wirkungen von

Digitized by Google

gleicher Grössenordnung, doch liessen sich kleine Unterschiede erkennen (s. w. u.)

Ich muss gestehen, dass ich einem chemisch so indifferenten Stoffe, wie Dextrin, die beschriebene ausserordentliche Wirkung nicht zugetraut hatte. Da mich aber die bisherigen Erfahrungen auf diesem Gebiete bereits gelehrt hatten, dass hier der „chemische Takt", soweit ich über ihn verfüge d. h. der unbewusste Analogieschluss keine brauchbare Führung gewährt, so war nur die gefundene Thatsache durch möglichst abgeänderte Versuche sicher zu stellen, und in ihrer Gesetzmässigkeit zu erforschen.

16. Bei der Untersuchung des Einflusses, welchen verschiedene Mengen Dextrin auf die Schwingungserscheinungen ausübten, erhält man abweichende Ergebnisse, je nachdem man dasselbe Stück Metall erst in den reicheren und dann in den ärmeren Lösungen untersucht, oder umgekehrt verfährt. Im ersten Falle erscheinen noch verdünntere Lösungen wirksam, als im zweiten, und der Verlauf der Schwingungen während des Versuches selbst ist wesentlich verschieden. Die einfacheren Erscheinungen treten auf, wenn man von den schwächeren Lösungen zu den stärkeren übergeht; diese sollen daher zuerst beschrieben werden.

Von einer zehnprozentigen Lösung von weissem Dextrin, das nach dem Siemensschen Verfahren aus ozonisirter Stärke hergestellt worden war, wurde 1 ccm mit 9 ccm Salzsäure vermischt; von dieser Lösung wurde wieder 1 ccm mit 9 ccm Salzsäure verdünnt, und so fort bis zur sechsten Potenz. Dann wurde ein Stück Chrom Cr 13 in reiner Salzsäure angesetzt, und am Druckschreiber beobachtet. Es macht gewöhnlich eine oder zwei grosse Wellen, dann eine kleine, und schläft dann ein. Nachdem dieser Zustand erreicht ist, hat es die Eigenschaft, bei der Uebertragung in neue Säure, wenn es vorher abgewaschen worden ist, alsbald eine starke Gasentwicklung zu zeigen, die aber sehr schnell auf einen kleinen Werth herabgeht und auf diesem dauernd verbleibt. Bei beliebiger Wiederholung dieses Versuches mit frischer Säure schreibt das Metall stets nur diese Anfangsspitze und schläft dann ein.

Stellt man nun den Versuch mit der an Dextrin ärmsten Lösung an, so ergiebt sich sofort, ob in dieser die Menge des Zusatzes bereits unterhalb der Wirkungsgrenze ist. Verhält sich die Flüssigkeit wie reine Säure, so trifft dies zu; anderenfalls

Digitized by Google

muss die Versuchsreihe mit geringerer Concentration des Dextrins neu begonnen werden.

Wenn man in solcher Weise zu immer höheren Concentrationen des Dextrins hinaufsteigt, so trifft man eine Lösung, in welcher alsbald nach der Anfangsspitze weitere Wellen erscheinen. Diese Grenze ist bei dem erwähnten Dextrin bei 0,001 % gefunden worden. Sie ist natürlich bei dieser Art des Vorgehens zunächst nur in grober Annäherung innerhalb eines Verhältnisses 1 : 10 festgelegt, und zu ihrer genaueren Bestimmung sind neue Versuche mit kleineren Stufen erforderlich. Hierauf ist später einzugehen.

Verfährt man umgekehrt, so dass man die concentrirtesten Lösungen zuerst untersucht, so ist der Unterschied viel weniger deutlich. Man beobachtet natürlich bei den ersten Lösungen immer Schwingungen, die bis zu der oben angegebenen Grenze mit kleinen Unterschieden fortbestehen. Kommt man aber über die Grenze hinaus, so hören die Schwingungen keineswegs sofort auf, sondern das Chrom vollführt in der verdünnteren Lösung immer noch eine Reihe von Wellen, die langsam länger werden und schliesslich auslöschen. Die Dauer dieser Erscheinung hängt davon ab, wie concentrirt die vorher benutzte Lösung in Bezug auf Dextrin gewesen war.

Man kann sich vollständig Rechenschaft von dem Verhalten des Metalls unter diesen Umständen geben, wenn man annimmt, dass sich durch Adsorption eine Spur Dextrin auf dem Metall ablagert, welche durch das Waschen nicht beseitigt wird. Diese bewirkt, dass in verdünnteren Lösungen das Metall sich anfangs verhält, als befände es sich in einer stärkeren, und dass nur langsam in dem Maasse, wie diese adsorbirte Schicht sich mit der Lösung (unter Mitwirkung der Auflösung des Metalls) ins Gleichgewicht setzt, das der Concentration der Lösung entsprechende Verhalten zu Tage tritt.

Es ist deshalb bei der Bestimmung der Grenzen stets so verfahren worden, dass von der verdünnteren Dextrinlösung zu der concentrirteren übergegangen wurde. Hierbei ist in der Nähe der Grenze allerdings auch eine Vorsicht zu beobachten. Ein Stück Metall, das vorher nicht geschwungen hatte, schreibt seine Wellen nicht in vollständiger Ausbildung sofort, nachdem es in wirksame Lösung gebracht worden ist, sondern beginnt mit

Digitized by Google

niedrigen Wellen, die schnell höher werden, so dass die vierte oder fünfte Welle gewöhnlich bereits ihre normale Ausbildung hat. Auch diese Erscheinung erklärt sich daraus, dass sich die Gleichgewichtsschicht des Dextrins an der Oberfläche des Metalls erst ausbilden muss, ehe die regelmässigen Wellen auftreten können. Die praktische Regel, die man hieraus entnimmt, ist die den Versuch in der Nähe der Grenze nicht zu bald abzubrechen, um nicht die ersten Wellenspuren zu übersehen.

17. Um den Einfluss des Dextrins über ein grösseres Concentrationsgebiet etwas genauer kennen zu lernen, wurde aus einer Lösung, die 1 % Dextrin enthielt, mittelst doppeltnormaler Salzsäure eine Reihe von Verdünnungen nach Potenzen von $^1/_2$ hergestellt. Da vorgängige Untersuchungen Wirkungen bei 0,0001 % als möglich erscheinen liessen, wurden 16 Verdünnungen hergestellt, deren letzte demnach $\frac{1}{65536}$ % Dextrin enthielt.

Die Untersuchung dieser Lösungen von der verdünntesten ab mit einem und demselben Stück Chrom Cr. 13 ergab erst bei der zehnten Potenz von $^1/_2$ eine eben merkliche Wirkung. Bis zu dieser Stelle hatte jede Lösung nur die Anfangsspitze gegeben, und war dann weiter eine glatte Linie geschrieben. Bei der zehnten Verdünnung zeigten sich ganz schwache Wellen, die bei der neunten sehr deutlich wurden und bei der achten die gewöhnliche Form annahmen.

Als indessen diese Versuche zur Controle mit einem anderen Stücke desselben Metalls, nur offenbar von einer anders beschaffenen Stelle, wiederholt wurden, ergaben sich Abweichungen. Schon in reiner Säure entstand nicht die einzelne Spitze, sondern es bildeten sich mindestens acht Wellen aus, die immer länger wurden, und schliesslich eingingen. Dieses Chrom, das sich demnach dicht an der Grenze befand, wo es selbständig weiter schwingen konnte, reagirte bereits auf die vierzehnte Verdünnung, indem diese dauernde Schwingungen hervorrief, welche keine Neigung zum Ausgehen zeigten, d. h. ihre Perioden nicht verlängerten.

Ich wurde daher zu der Vermuthung geführt, dass die verschiedenen Stücke Metall auch aus derselben Schmelze sich so individuell verhalten, dass an eine allgemeingültige Bestimmung der Grenze überhaupt nicht gedacht werden konnte, und stellte eine dritte Versuchsreihe an, mehr um mich von den vorhandenen

Digitized by Google

Verschiedenheiten zu überzeugen, als in der Hoffnung auf irgend welche definirten Ergebnisse. Indessen ergab sich mit diesem dritten Stück Metall, das gleichfalls in reiner Säure nach $1\frac{1}{2}$ Schwingungen zur Ruhe kam, genau die gleiche Grenze wie zuerst: die zehnte Verdünnung ergab Spuren von Wirkung, bei der neunten war sie vollkommen ausgebildet.

Diese Versuche waren mit denselben Lösungen angestellt worden, da die geringen Mengen Chrom, die bei jeder Probe in Lösung gegangen waren, nichts wesentliches geändert haben konnten.

Bei weiterer Untersuchung der Frage stellte sich heraus, dass allerdings die verschiedenen Antheile derselben Schmelze sehr bedeutende Verschiedenheiten ihrer „Dextrinempfindlichkeit" erkennen liessen. Versuche mit verschiedenen Stücken sind daher nur für die erste Orientirung brauchbar, und wenn man vergleichende Bestimmungen erlangen will, so muss man sie mit demselben Stück Metall ausführen. Selbst in diesem Falle ist die Möglichkeit zu erwägen, dass die verschiedenen Schichten desselben Stückes, dse während der Auflösung zu Tage kommen, verschiedene Eigenschaften haben können, und daher nicht streng vergleichbare Resultate geben. Die in einer späteren Abtheilung zu berichtenden messenden Versuche über die Wellenlängen werden hierfür Beispiele liefern. Indessen sind doch die beobachteten Unterschiede so bedeutend, dass sie auch an dem zur Zeit nicht besser vorhandenen ungleichförmigen Material sicher gestellt werden können.

Im Uebrigen ergaben die Versuche mit verschiedenen Concentrationen des Dextrins keine besonderen Erscheinungen mehr. Die Wellen, welche die empfindlichen Stücke des Metalls ohne Dextrin schreiben, sind immer länger, als die in der dextrinhaltigen Lösung auftretenden. Doch zeigt sich der beschleunigende Einfluss nur bei den ersten Zusätzen, ist der Gehalt an Dextrin etwa auf das Zehnfache der eben wirksamen Menge gestiegen, so ist dieser Einfluss erschöpft und die concentrirten Lösungen geben sehr annähernd die gleiche Wellenlänge. Werden die Lösungen noch concentrirter, 1 bis 10 % Dextrin, so werden die Amplituden der Wellen stark verkleinert. Dies scheint indessen wesentlich eine mechanische Wirkung zu sein, die durch die zunehmende Zähigkeit der Lösung bewirkt wird.

Digitized by Google

18. Verschiedene Arten von Dextrin geben wesentlich die gleichen Wirkungen, wenn auch geringe Unterschiede nicht zu verkennen sind. Ich habe hauptsächlich mit dem S. 48 erwähnten Material gearbeitet, und ausserdem zwei käufliche Sorten untersucht, von denen die eine weiss, die andere braun war; die erste löste sich nur unvollkommen in Wasser. Die Wirkung trat bei allen drei Proben sehr nahe in der gleichen Concentration von 0,001 % ein.

Versuche mit demselben Stück Chrom ergaben folgendes.

Ozon-Dextrin: Bei der Verdünnung 0,0001 % wurden keine Wellen beobachtet; 0,001 % ergab alsbald gut ausgebildete Wellen.

Weisses Dextrin: 0,0001 % keine Wellen, bei 0,001 % beginnen Wellen aufzutreten, doch ist die Schwingung noch nicht vollständig entwickelt; bei 0,01 % schöne Wellen.

Braunes Dextrin: 0,0001 % keine Wellen; 0,001 % bei einem Versuche Wellen, bei einem anderen keine: 0,01 % sofort schön ausgebildete Wellen.

Hiernach ist von den drei Proben das Ozon-Dextrin die wirksamste, wie sie auch die reinste ist.

19. Da über die Ursache, durch welche die Ausbildung der Schwingungen beim Zusatz von Stärke oder Dextrin zu Stande kommt, noch keinerlei begründete Ansicht vorhanden war, so war ich bei der Untersuchung, welchen anderen Stoffen diese merkwürdige Eigenschaft zukommen könnte, auf Analogien angewiesen. Einerseits gab die Natur der Stärke und des Dextrins als Kohlehydrate Veranlassung, andere Kohlehydrate zu untersuchen; andererseits konnten es Colloidstoffe im allgemeinen sein, welche die Schwingungen unterhalten.

Diese zweite Frage liess sich verhältnissmässig leicht entscheiden, indem man anorganische Colloide, deren es ja eine grosse Zahl giebt, untersuchte. Meine dahin gerichteten Versuche haben ein negatives Ergebnis gehabt; ich habe kein anorganisches Colloid gefunden, welches sich dem Dextrin an die Seite gestellt hätte.

Zuerst wurde mit Kieselsäure gearbeitet. Käufliches Wasserglas, das 20 % Silicat enthielt, wurde auf das Zehnfache verdünnt, und mit dem gleichen Volum vierfach normaler Salzsäure vermischt, so dass die gewöhnliche zweifach normale Säure

Digitized by Google

herauskam.[1]) Eine Wirkung konnte nicht beobachtet werden; ebensowenig war eine Wirkung bei den vorher untersuchten grösseren Verdünnungen gefunden worden.

In ähnlicher Weise verhielt sich colloidale Zinnsäure. Es wurde Zinntetrachlorid in Wasser zu einer Lösung aufgemacht, die ein Mol in zehn Litern enthielt, also zehntel-molar war.[2])

Eine 0,01-molare Lösung in Salzsäure, die hieraus hergestellt wurde, hatte die Eigenthümlichkeit, die erste steile Zacke am Beginn des Versuches, die bei reiner Salzsäure nie ausbleibt, völlig zu unterdrücken, brachte aber keine Schwingungen hervor. Die grösseren Verdünnungen verhielten sich wie reine Salzsäure, d. h. sie gaben eine Zacke und dann nichts mehr. Dauernde oder vorübergehende Schwingungen konnten auf keine Weise beobachtet werden.

Eingehendere Untersuchungen ergaben, das Zinnsäure (oder das aus ihr durch Reduction entstehnde Stannosalz) ein kräftiger Verzögerer ist.

20. Versuche mit den nächsten Verwandten des Dextrins führten zu positiven Ergebnissen. Es wurde bereits erwähnt, dass Stärke ganz ähnlich wirkt, wie Dextrin. Da die angewandte starke Säure ziemlich schnell dextrinbildend auf die Stärke wirken muss, so ist es nicht unmittelbar festzustellen, ob die Wirkung von noch vorhandener Stärke oder von neugebildetem Dextrin ausgeht. Aus dem Umstande indessen, dass die Empfindlichkeit ungefähr die gleiche war, wie beim Dextrin, glaube ich schliessen zu dürfen, dass die Wirkung der Stärke selbst zukommt, da die Dextrinbildung bei der angewandten Temperatur von 20° nicht augenblicklich stattfindet, während sich eine Zeitwirkung bei den Versuchen nicht bemerken liess.

---

1) Es ist hierbei allerdings ein Theil der Säure durch das Natron neutralisirt worden, doch ist dies ohne wesentlichen Einfluss. Denn dahin gerichtete Versuche haben mich überzeugt, dass eine Salzsäure, die mit einer äquivalenten Menge Chlornatrium versetzt ist, sich gegen das hier benutzte Chrom nicht ihrem Säuretiter, sondern ihrem Chlorgehalt gemäss verhält. Es ist mit anderen Worten innerhalb gewisser Grenzen gleichgültig, ob ein Theil der Säure in das Natriumsalz übergeführt wird, oder frei ist.

2) Es sei mir gestattet, um die störenden Verwechselungen zwischen den äquivalent-normalen und den molekular-normalen Lösungen zu vermeiden, die auf Mole bezogenen Lösungen molar zu nennen, während für die Aequivalente der eingebürgerte Name normal beibehalten werden soll. Eine Schwefelsäure, die 98 g H_2SO_4 im Liter enthält, ist also doppelt normal, aber nur einfach molar. Bei einbasischen Säuren fallen beide Begriffe zusammen.

Digitized by Google

Ich stellte dann Versuche mit Schleim- und Gallertstoffen an, wie sie sich in einigen bekannten Drogen finden, und fand fast überall eine nachweisbare Wirkung. Die Lösungen derselben wurden hergestellt, indem die rohen Drogen im Verhältniss 1 : 100 mit Wasser angesetzt und je nach ihrer Natur kalt oder warm ausgezogen wurden. Da in jedem Falle ein bedeutender Rückstand blieb, stellen die nachstehenden Prozentangaben nicht den thatsächlichen Gehalt an aufgelöstem Stoffe dar, sondern geben nur eine Andeutung über die Herstellung. Da es sich in allen diesen Fällen um ungenügend definirte Gemenge handelt, so hätte eine genauere Angabe keinen Zweck.

Leinsamenschleim (kalt ausgezogen) ergab Schwingungen bei 0,1 %.

Carragheenmoos, heiss ausgezogen, gab schwache Wellen bei 0,01 %, ausgeprägte bei 0,1 %.

Salep, heiss: schwache Wellen bei 0,1 %.

Althäwurzel, kalt: Wellen bei 0,1 %.

Gummi Traganth, schwingt bei 0,01 % schwach, bei 0,1 % deutlich.

Keine Wirkung konnte bei einer Abkochung von isländischem Moos und beim Schleim von Quittenkörnern beobachtet werden; bei letzterem war indessen schon die Lösung 0,1 % so steif, dass der entwickelte Wasserstoff die Säure mechanisch vom Chrom abdrängte.

Arabisches Gummi gab eine starke Wirkung, die sich der des Dextrins nähert, denn bei 0,01 % waren die Schwingungen schön ausgebildet. Ich habe mir Sicherheit verschafft, dass die Wirkung nicht etwa von beigemengtem Dextrin (das viel zur Verfälschung des arabischen Gummis benutzt wird) herrührte. Herr Scheibner, Besitzer eines bedeutenden hiesigen Drogengeschäftes hat mich mit einer Probe unzweifelhaft ächten Sudangummis versehen, und ausserdem habe ich die Versuche mit Arabinsäure von Merck (die in einem Tropfen Kali gelöst wurde) wiederholt; in beiden Fällen erhielt ich die gleiche Wirkung. Je nach der Empfindlichkeit des Metalls trat sie bei 0,01 bis 0,001 % ein.

21. Durch die Versuche mit Arabinsäure war der Uebergang auf gut definirte Stoffe gegeben. Von solchen untersuchte ich eine Anzahl von Kohlehydraten, die ich von Merck bezogen hatte. Die Ergebnisse lassen sich in den Satz zusammenfassen:

Digitized by Google

Die „Dextrinwirkung“ kommt den Kohlehydraten und ähnlichen Stoffen um so ausgeprägter zu, je höher ihr Molekulargewicht ist.

Dies ergiebt sich aus folgenden Einzelheiten. Mit wenig empfindlichem Chrom wurde unwirksam befunden: Arabinose, Mannit, Isodulcit, Melampyrit, Traubenzucker, Galaktose, Rohrzucker, Maltose, Milchzucker, die alle in Lösungen bis zu 1 % hinauf untersucht wurden.

Dagegen war wirksam Raffinose bei 1 %, Inulin bei 0,1 %, Lichenin bei 0,01 %, Glykogen bei 0,001 %.

Als dann mit empfindlicherem Chrom Rohrzucker in stärkerer Lösung untersucht wurde, ergab sich, dass ein Gehalt von 10 % Schwingungen bewirkte; diese dauerten indessen nur etwa $1\frac{1}{2}$ Stunden an und hörten dann auf. Da dasselbe Metall gegen Dextrose von gleichem Gehalte unempfindlich war, so konnte die Erscheinung dahin gedeutet werden, dass durch die Inversion in der sauren Lösung sich die Menge des Rohrzuckers in der angegebenen Zeit soweit vermindert hatte, dass die Schwingungen nicht mehr aufrecht erhalten werden konnten.

Das gleiche Metall ergab mit 5 % Rohrzucker keine Schwingungen, dagegen mit 6 % welche, die aber bald aufhörten. Die Erklärung ergiebt sich aus dem Gesagten.

Milchzucker ergab mit diesem Metall Schwingungen bei 6 %, keine bei 3 %. Hier hörten die Wellen bei 6 % viel später auf, als bei dem entsprechenden Rohrzuckerversuch. Dies entspricht der viel langsameren Spaltung des Milchzuckers.

Dextrose hatte bei 1 %, wie angegeben, keine Schwingung beobachten lassen. Ein erster Versuch bei 10 % mit nicht sehr empfindlichen Metall ergab gleichfalls keine Schwingungen. Da ich es für möglich hielt, dass die Schwingungen durch die Schwerflüssigkeit der Lösung behindert sein könnten, versetzte ich sie mit 0,01 % Dextrin. Die alsbald auftretenden regelmässigen Wellen zeigten, dass ein solches Hinderniss nicht bestand; die Schwerflüssigkeit machte sich nur in der Verkleinerung der Amplituden geltend.

Als nun aber die Versuche mit empfindlichem Chrom, das in reiner Säure eine Anzahl (5—10) Schwingungen gab, bevor es einschlief, wiederholt wurden, stellte sich heraus, dass auch Dextrose und Galaktose in concentrirten Lösungen Schwingungen

Digitized by Google

bewirken können. Solches Chrom schwang aber mit Milchzucker bereits bei drei- bis fünfmal grösseren Verdünnungen.

Ich habe, um diese Verhältnisse sicher zu stellen, drei verschiedene Stücke des Metalls, zwei sehr empfindliche und ein mässig empfindliches mit verschiedenen Lösungen von Dextrose, Galaktose und Milchzucker untersucht, um zu ermitteln, ob die an einem Stücke festgestellte Reihenfolge sich an anderen von anderer Empfindlichkeit wiederholte. Das Ergebniss war bejahend, wie aus der nachstehenden Tabelle ersichtlich ist. In dieser sind die Concentrationen verzeichnet, bei denen zuerst Schwingungen beobachtet wurden, nachdem jedesmal das Metall vorher in reiner Säure zu schwingen aufgehört hatte.

	Dextrose	Galaktose	Milchzucker
I.	10 %	10 %	3 %
II.	1,0 %	0,75 %	0,2 %
III.	1,0 %	1,5 %	0,3 %

Die Zahlen stellen erste Annäherungen dar; sie genügen aber, um zu beweisen, dass der 12 Kohlenstoff enthaltende Milchzucker mindestens dreimal stärker wirkt, als die beiden anderen Zucker mit C_6.

Erinnert man sich, dass der die C_{18} enthaltende Raffinose sich bereits unter Umständen wirksam zeigte, unter denen Rohr- und Milchzucker versagt hatten, so wird man darin eine weitere Bestätigung des obigen Satzes sehen.

Sehr bemerkenswerth ist endlich, dass auch Tannin die Dextrinwirkung in ausgeprägtester Weise zeigt. Es liess schon bei 0,001 % schöne Wellen entstehen.

Rohrzucker, der zur Bildung von Condensationsprodukten bis zur Gelbfärbung erhitzt worden war, gab keine Wirkung.

Pepton aus Fibrin war gleichfalls unwirksam.

Eine eingehendere Untersuchung dieser vielversprechenden Verhältnisse habe ich nicht vorgenommen, da die Verschiedenheit des vorhandenen Metalles eine derartige Arbeit sehr mühsam und dabei unsicher erscheinen liess. Es besteht ja die Hoffnung, durch bessere Beherrschung der massgebenden Umstände ein gleichförmigeres Material zu erhalten, und dann das Ziel schneller und sicherer zu erreichen.

Digitized by Google

22. Um aber wenigstens an einigen Beispielen die Anwendbarkeit der beschriebenen Erscheinungen zu analytischen Zwecken zu veranschaulichen, habe ich nachgesehen, ob man die Anwesenheit von Dextrin in verschiedenen Producten erkennen könne, und habe sehr ermuthigende Resultate erhalten.

Bier (braunes Kulmbacher) gab bei der Verdünnung mit Salzsäure auf 0,1 % Schwingungen. Bei grösseren Concentrationen verschwanden die Schwingungen wieder, und auch die Anfangsspitze erschien nicht; es ist also im Bier ein Verzögerer vorhanden, der schon bei einer Verdünnung von 1 % die Schwingungen aufhebt.

Reiner Valpraiso-Honig (den ich Herrn Prof. Beckmann verdanke) liess bei 1 % schwache Schwingungen erkennen. Stärkezucker gab dagegen schon bei 0,01 % deutliche Wellen. Nimmt man als Grenze der Dextrinwirkung 0,001 % an, so wäre hiernach auf rund 10 % Dextrin im Stärkezucker zu schliessen. Dies ist indessen nur eine ganz rohe Schätzung, da ein Vergleichsversuch mit bekannter Dextrinlösung nicht angestellt worden ist.

Eine gleichfalls von Prof. Beckmann mitgetheilte Probe Tannenhonig, der im natürlichen Zustande dextrinartige Stoffe enthält, denen aber ein kleineres Molekulargewicht zuzuschreiben ist, als dem Dextrin, ergab bei 1 % gute Schwingungen. Er wirkte also deutlich stärker, als der von solchen Stoffen freie Valpraiso-Honig.

Gewöhnlicher Stärkezucker, der Dextrin enthält, ergab Schwingungen bei 1 %. Ein unter dem Namen Dextrose in den Handel gebrachtes Product, das von Dextrin möglichst befreit ist, ergab in der That erst bei 10 % geringe Schwingungen. Auch diese Präparate verdanke ich Herrn Prof. Beckmann.

Diese Versuche scheinen unzweideutig darzuthun, dass die Ausbildung der Schwingungsmethode für analytische Zwecke ganz wohl möglich erscheint. Sie wird indessen aus den eben angeführten Gründen zweckmässig bis zu eingehenderer Erforschung der Haupterscheinung vertagt werden.

23. In merkwürdigem Gegensatze zu dem Verhalten des Metalls Cr 13 gegen Spuren von Dextrin steht das des älteren Metalls, mit dem die meisten Versuche der ersten Abhandlung ausgeführt worden sind. Während bei Cr 13 durch die Gegenwart des Dextrins erst regelmässige Schwingungen hervorgerufen werden, erweist sich dieser Stoff dem alten Metall gegenüber als äusserst störend.

Digitized by Google

Wenn man dies Metall, das mit Cr *A* bezeichnet werden soll, im Glasbecher, also unter Ausschluss von Dextrin in Säure auflöst, so treten die Erscheinungen ein, welche in Fig. 33 der ersten Abhandlung dargestellt worden sind. Es werden erst Wellen mit Guirlanden geschrieben und dann entsteht die einfache Welle mit stark abfallendem Rücken und einer mehr oder weniger ausgebildeten Spitze kurz vor dem Abfall.

Wird ein solches Metall in die mit 0,01 % Dextrin versetzte Säure gebracht, so verschwindet diese regelmässige Zeichnung, und es entsteht die Form, welche in Fig. 38 der ersten Abhandlung dargestellt ist. Das Metall zeichnet ganz kleine, unregelmässige Zacken bei ziemlich starker Reaction, welche durch einzelne, scharfe Senkungen unterbrochen sind. Die letzteren sind ebenso unregelmässig vertheilt, wie die ersteren.

Durch die Anwendung von Lösungen, die noch weniger Dextrin enthalten, kann man sich Rechenschaft von der Entstehungsgeschichte dieser Form geben. Ein Gehalt von 0,001 % Dextrin beeinflusst die Schwingungen bereits, wenn auch nicht sehr; sie werden etwas niedriger und kürzer. Etwas mehr Dextrin (0,002 %) macht die Wellen noch niedriger, aber länger; gleichzeitig beginnt eine Unregelmässigkeit derart einzutreten, dass lange und kurze Wellen ohne ersichtliche Regel auf einander folgen. Bei einem Gehalt von 0,005 % Dextrin sind die Wellen noch länger und unregelmässiger, und die Erscheinung bei 0,01 % ist nichts, als die eben beschriebene, bei der die Wellen sehr lang und unregelmässig geworden sind, während sich gleichzeitig die vorher nur geringfügigen sekundären Schwingungen stark vergrössert haben.

24. Die mannigfaltigen Einflüsse, welche sich bezüglich der Schwingungsperiode des Chroms geltend machen, verlangen für ihre sachgemässe Definition quantitative Bestimmungen, und es trat als nächste und wichtigste Aufgabe die Ermittelung des Genauigkeitsgrades auf, mit welchem die Erscheinung sich messen lässt.

Schon ein flüchtiger Blick über die Tafeln der ersten Abhandlung zeigt, das regelmässige und unregelmässige Wellen vorkommen. Da aber alle früheren Untersuchungen ohne Kenntniss der Dextrinwirkung angestellt worden sind, so lässt sich nachträglich nicht angeben, welchen Antheil an den Unregelmässigkeiten diese unbeherrschten Einflüsse gehabt haben.

Digitized by Google

Die Untersuchungen, welche ich seitdem durchgeführt habe, haben den ersten Befund bestätigt. Neben den regelmässigen, nahezu rein periodischen Wellen kommen solche vor, welche grössere Abweichungen unter einander zeigen, und wo hinter einander unter scheinbar unveränderten oder doch nur stetig veränderten Verhältnissen unregelmässig kürzere und längere Wellen erscheinen.

Hierauf ist zunächst die Concentration und Natur der Säure von grösstem Einflusse. Ein Chrom, welches unter bestimmten Verhältnissen regelmässige Wellen ergiebt, zeichnet unter anderen Verhältnissen unregelmässige Erscheinungen auf. Die Unterschiede liegen immer so, dass concentrirtere Säuren die regelmässigen Wellen ergeben, während bei zunehmender Verdünnung eine Grenze erscheint, an der die Unregelmässigkeit beginnt.

Hat man für irgend eine Probe des Metalls eine Concentration gefunden, bei der es regelmässige Wellen giebt, und geht nun unter sonst unveränderten Verhältnissen zu einer verdünnten Säure über, so tritt früher oder später folgende Erscheinung ein. Die Welle besteht aus einer ziemlich plötzlichen Erhebung, auf welche ein langsamer Abfall folgt. Dann beginnen kleine Schwankungen und eine dieser Schwankungen führt zu dem bleibenden Abfall auf den Zustand langsamer Reaction, der indessen nur kurze Zeit dauert.

Dies ist nicht die Form, die unter allen Umständen geschrieben wird, wohl aber die Form, die bei zunehmender Verdünnung auftritt.

Und zwar verhalten sich in dieser Beziehung die verschiedenen Arten des schwingenden Chroms übereinstimmend: man findet

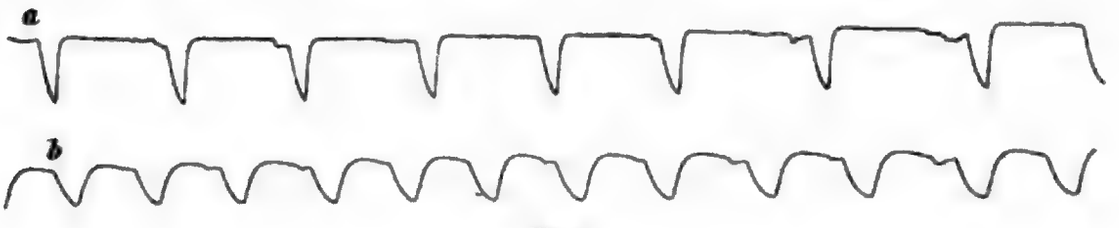


Fig. 7.

wesentlich die gleichen Erscheinungen bei dem Metall, welches für sich und dem, welches nur bei Anwesenheit von Dextrin und ähnlichen Stoffen schwingt. Fig. 7a stellt eine Linie dar, in normaler Salzsäure (die zu verdünnt für regelmässige Wellen ist) von einem Stück Metall der ersten Art bei 20° geschrieben worden ist; Fig. 7b

wurde mit Cr 13 bei 20° in normaler Salzsäure mit 0,005 % Dextrin erhalten.

Die Betrachtung der Wellen lässt folgende Auffassung entstehen:

Während der plötzliche Aufstieg eine bestimmte und unzweideutige Erscheinung ist, stellen die Schwankungen vor dem Abfall einen anscheinend unbestimmten Zustand dar, der in den anderen überzugehen bereit ist, und bei dem es von ganz geringen Verschiedenheiten abhängt, ob eine eintretende Senkung zum vollständigen Abfall führen wird, oder ob noch einmal die starke Reaction wiederkehrt. Diese Unbestimmtheit führt daher je nach den Umständen etwas früher oder später zum vollständigen Abfall und ändert in gleichem Maasse die Wellenlänge.

In der concentrirteren Säure verschwindet die Unbestimmtheit mehr und mehr, indem sich das ganze Gebiet der Schwankungen stark zusammenzieht, und die Wellen werden regelmässig.

Erhöht man die Concentration der Säure weiter, so werden die Wellen schneller, aber auch kleiner, und ziemlich bald verschwinden sie ganz.

Das Gebiet, in welchem brauchbare Schwingungen entstehen, ist also ziemlich eng. Bei den verschiedenen Arten Metall, die ich untersucht habe, ist es ungefähr das gleiche und liegt zwischen 1,5 und 3-fach normaler Salzsäure.

Stücke, die mit doppelt normaler Schwefelsäure gut schwingen, sind recht selten. Meist treten die Erscheinungen auf, die ich als für zu verdünnte Säure charakteristisch geschildert habe. Concentrirtere Säure giebt gelegentlich bessere Wellen; doch habe ich nur mit Salzsäure gearbeitet, weil hier die erforderlichen Concentrationen bereits bei viel geringerem absolutem Säuregehalt erreicht sind.

25. Da das Auftreten der Unregelmässigkeiten mit bestimmten Aenderungen in der Form der Wellen verbunden ist, so soll diese zunächst erörtert werden.

Die einfachsten Formen treten bei solchem Metall (Cr 13) auf, welches erst unter dem Einflusse des Dextrins regelmässig schwingt. Einige typische Beispiele sind in Fig. 8 gegeben, und entheben mich einer genaueren Beschreibung. Verschiedene Metallproben unterscheiden sich wesentlich nur durch Verschiedenheiten in der relativen Breite der Erhöhung, und es sind Uebergänge vorhanden von einer Form, bei welcher nur eine schmale Spitze

Digitized by Google

auftritt, bis zu einer Form, bei welcher der Zustand starker Reaction durch annähernd gleich lange Abfälle unterbrochen ist.

Wesentlich an diesen Formen ist, dass sie beiderseits ziemlich symmetrisch sind, dass also der Anstieg ähnlich wie der Abstieg verläuft. Und zwar erfolgen beide nicht plötzlich, sondern setzen langsam ein und sowohl der Anstieg bis zum Maximum, wie der Abstieg nach dem Minimum geht völlig stetig vor sich.

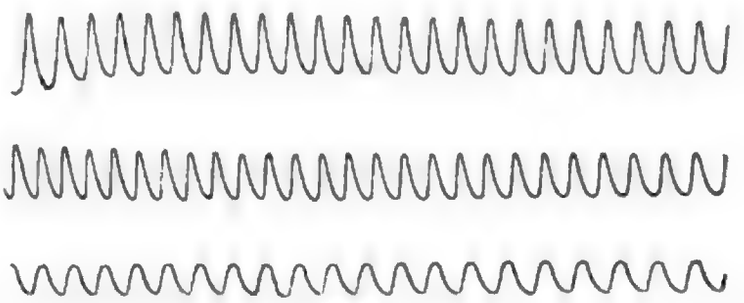


Fig. 8.

Die einzige erheblichere Mannigfaltigkeit, welche ich bei diesem Material beobachten konnte, ist das Auftreten alternirender Wellen. Diese haben die gleiche Periode, wie die gewöhnlichen; es wechselt aber eine hohe Welle mit einer niedrigen in regelmässiger Folge ab. Diese Erscheinung kommt bei Stücken vor, welche noch einen Theil der Gusshaut tragen, oder eingesprengte Schlacke enthalten. Doch habe ich an solchen Stücken auch oft

Fig. 9.

die gewöhnliche Wellenform beobachtet, und kann noch nicht angeben, welches die bestimmten Vorbedingungen für die alternirende Welle sind. Fig. 9 zeigt ein Beispiel dieser Form.

26. Die Temperatur verändert diese Wellen nur in solchem Sinne, dass beim Ansteigen derselben die Amplitude zu- und die Dauer abnimmt. Die Folge davon ist, dass die Wellen um so

Fig. 10.

spitzer erscheinen, je höher die Temperatur wird. Einen Einfluss auf den sonstigen Charakter der Form habe ich nicht beobachten können. In Fig. 10 stellt *a* die von demselben Stück in derselben

Digitized by Google

Säure bei 0°, *b* die bei 20° und *c* die bei 25° geschriebene Welle dar. Der Maassstab ist $^2/_3$ der natürlichen Grösse.

27. Reicher ausgebildet sind die Formen, welche das Metall schreibt, das ohne die Mitwirkung des Dextrins regelmässige Schwingungen ergiebt. Die grosse Mannigfaltigkeit der in der ersten Abhandlung abgebildeten Wellen rührt grossentheils von der Betheiligung der damals noch nicht bekannten und daher nicht geregelten Dextrinwirkung her, und die Untersuchung unter Fernhaltung dieses Einflusses hat denn auch bedeutend einfachere und übersichtlichere Ergebnisse geliefert.

Darnach lassen sich die auftretenden Formen auf drei, oder vielmehr, wie die eindringendere Analyse ergiebt, auf zwei Typen bringen. Ich habe mich überzeugt, dass diese Formen und ihre Zusammensetzungen in der That bei allen verschiedenen Proben des „selbstschwingenden" Chroms auftreten, die in meinem Besitze sind, vorausgesetzt, dass überhaupt regelmässige Wellen erzielt werden.

Fig. 11 giebt ein typisches Beispiel dieser Formen. Sie treten allerdings nicht immer in solcher Regelmässigkeit und Uebersichtlichkeit auf, lassen sich aber doch im Wesen jedesmal nachweisen.[1])

Die mit *a* bezeichnete Form, die ich die runde Welle nennen will, erscheint nur am Anfange der Schwingungen, d. h. wenn

Fig. 11

das Metall mit frischer Säure angesetzt wird. Sie erscheint nicht in allen Fällen, denn oft beginnen die Schwingungen mit einer der später zu beschreibenden Formen; wenn sie aber auftritt, so ist sie am Anfange da.

Die Form besteht aus einer Art Sinuslinie mit langsamem Aufstieg und ebensolchem Abfall. Dies ist wesentlich; ich habe niemals an dieser Form einen plötzlichen Anstieg beobachtet, der für die anderen Formen typisch ist. Ein weiteres sehr auffallendes Merkmal ist die „Guirlande", die Reihe kleiner, sich regelmässig

1) Die senkrechten Linien, welche die Wellenabschnitte kennzeichnen, sind später hinzugefügt worden. Vgl. S. 64.

Digitized by Google

wiederholender Schwingungen während der Periode schwacher Reaction.

Die runde Welle wird fast immer früher oder später von einer anderen Form abgelöst, welche die lange Welle genannt werden soll. Nur in einem einzigen Falle habe ich beobachtet, dass sich die runde Welle bis zum Ende des Lösungsvorganges erhielt.

Diese lange Welle *b* besteht aus einer plötzlichen Erhebung, auf welche ein langsame Senkung folgt. Diese geht in die „Guirlande" über; dann folgt ein zweiter Anstieg von runder Form, nach welchem sich die Linie zu der für die langsame Reaction charakteristischen Lage senkt. Am Beginn dieser Senkung tritt noch eine einsame kleine Spitze auf, die zuweilen nur schwach ausgebildet ist, sich aber immer, wenn auch nur durch eine Schwankung in der Linie, erkennen lässt.

So verwickelt und eigensinnig diese Gestalt erscheint, so regelmässig tritt sie auf. Sie ist also jedenfalls der Ausdruck gesetzmässiger Verhältnisse.

Diese lange Welle pflegt gleichfalls nicht dauernd von dem Stücke innerhalb eines längeren Versuches geschrieben zu werden, sondern sie geht in eine dritte über, welche sich dann weiter nicht mehr ändert, als durch die Sättigung der Säure oder die Auflösung des Metalles bedingt wird: sie wird länger und niedriger, ohne dabei ihren Charakter zu verlieren.

Diese Form, welche ich die kurze Welle nennen will, ist aus Fig. 11, *c* ersichtlich. Sie theilt mit der langen Welle die Eigenschaft des plötzlichen Anfanges. Wo aber diese in die Guirlande übergeht, macht die kurze Welle nur eine oder einige wenige Spitzen und fällt dann auf die Linie der schwachen Reaction herab, auf der sie einige Zeit verbleibt. Doch beträgt die Dauer der schwachen Reaction meist kaum die Hälfte von der der starken.

Die Reihenfolge des Auftretens der drei Formen ist völlig gesetzmässig; nie habe ich die runde Welle anders, als unmittelbar nach dem Angehen des Versuches gesehen. Sie ist oft nicht ausgebildet nachzuweisen, und nur die runden Formen der ersten, wenig regelmässigen Linien des Druckschreibers lassen ihre Herrschaft erkennen. So wie aber die erste grosse Spitze geschrieben ist, erscheinen nur die beiden anderen Formen, die lange Welle und die kurze.

Digitized by Google

Ferner erscheint die lange Welle nicht hinter der kurzen, nachdem solche wiederholt geschrieben waren. Die einzige Gelegenheit, bei der sich die Reihenfolge einmal umkehren kann, ist der Fall, wenn nach mehreren langen Wellen die ersten kurzen auftreten. Dann wird zuweilen noch eine lange Welle zwischen den kurzen geschrieben, ehe diese Form dauernd verlassen wird.

Die Beziehung zwischen diesen drei Wellen ist indessen eine noch engere. Die lange Welle stellt sich als eine Summe der beiden anderen dar, wie sich aus der Ausmessung der entsprechenden Längen ergiebt. Ihr Anftreten zwischen der runden und der kurzen Welle ist daher so zu verstehen, dass, wenn durch eine noch unbekannte Ursache das Stück die kurzen Wellen beginnen will, die Umstände, welche die runde Welle verursachen, noch nachwirken, und zwar in der Gestalt, dass die Bestandtheile beider Wellenarten zum Aufbau der langen Welle verwendet werden. Die Art dieser Verbindung ist allerdings sehr merkwürdig, denn, damit man die lange Welle als die Summe der beiden anderen ansehen kann, muss man diese nicht, wie es sich unwillkürlich anbietet, an den niedrigen, sondern umgekehrt an den hohen Stellen theilen. Fig. 11 giebt durch die Theilstriche das hier Angedeutete so anschaulich wieder, dass ich mir die dazu gehörigen umständlichen Beschreibungen wohl sparen darf.

28. Die beschriebenen Mannigfaltigkeiten werden durch die Temperatur in solchem Sinne beeinflusst, dass bei Erhöhung derselben die runde Welle, und mit ihr die lange schnell verschwindet. Bei 30° sind diese Formen vollständig verschwunden, und es bleibt nur die kurze Welle übrig, die gemäss dem allgemeinen Temperatureinfluss eine kleinere Periode und grössere Amplitude zeigt.

Schon bei 25° tritt die runde Welle nur ganz ausnahmsweise auf.

Nach niederen Temperaturen habe ich diese Verhältnisse noch nicht verfolgt, da ich mich zunächst der Verwerthung dieser Beobachtung für die Gewinnung quantitativer Resultate zuwendete, für welche die einfache Form der kurzen Welle sich am geeignetsten zeigte.

29. Für die Untersuchung der Frage, mit welcher Genauigkeit sich die Wellenlängen unter gleichen Umständen wiederholen und daher messen lassen, habe ich zunächst die Arten des Metalls benutzt, welche ohne Dextrinzusatz regelmässige Schwingungen gaben. Wenn auch das oben mit Cr 13 bezeichnete Metall da-

Digitized by Google

durch bestimmte Vorzüge hatte, dass die Wellen kurz und niedrig waren, so dass eine grössere Anzahl derselben in kurzer Zeit und ohne dass viel Metall in Lösung gegangen war, beobachtet werden konnte, so habe ich wegen der grösseren Einfachheit der Bedingungen jenes andere Metall vorgezogen. Um von der Erschwerung durch das Auftreten verschiedener Formen frei zu sein, und doch die bei höherer Temperatur sehr beschleunigte Auflösung nach Möglichkeit einzuschränken, habe ich vorwiegend die Temperatur von 25° gewählt, welche nach beiden Richtungen befriedigende Verhältnisse ergab.

Die Untersuchungen wurden mit einem Metall angestellt, welches als Cr D bezeichnet werden soll. Es ist das S. 235 der ersten Abhandlung erwähnte, das aus der Zeit der Herstellung stammt, aber mir von Hrn. Dr. Goldschmidt erst später mitgetheilt worden ist. Es hat den besonderen Vorzug, dass es bei der Auflösung so gut wie keinen Rückstand hinterlässt, so dass die Oberfläche des Metalles während des ganzen Vorganges in wesentlich demselben Zustande verbleibt.

Die Versuche wurden alle in den S. 46 erwähnten kleinen Henkelkrügen mit offenem Boden angestellt. Das benutzte Metall wurde in Stückchen von 0·2 bis 0·4 *g* Gewicht ohne vorgängige Präparation verwendet. Um ein schnelles Angehen aus dem passiven Zustande, den das Metall an der Luft freiwillig annimmt, zu erreichen, wurde jedes Stück, wenn es in Gebrauch genommen wurde, an einem Stück Cadmiummetall gerieben. Das rauhe und harte Chrom hobelte hierbei einige Spänchen Cadmium ab, die haften blieben und genügten, ein sofortiges Angehen beim Einsenken in die Säure zu bewirken.

Die unter solchen Umständen zu beobachtenden Wellenlängen sind bei verschiedenen Proben aus derselben Schmelze nicht unbeträchtlich verschieden, und können etwa im Verhältniss 1 : 2 wechseln. Daraus folgt, dass der Stoff oder Zustand, durch welchen die Schwingungeu hervorgebracht werden, in einem Regulus nicht gleichförmig vertheilt ist. Man kann hieraus weiter den Schluss ziehen, dass auch im allgemeinen ein beliebig kleines Stück dieses Metalls aus Antheilen verschiedner Beschaffenheit und Schwingungsdauer bestehen wird, und dass daher die Wellenlänge nicht unverändert bleiben wird, wenn das Metall sich auflöst, und dabei diese verschiedenen Theile zur Wirkung kommen.

Sache des Versuches ist es, zu ermitteln, welche Beträge diese Unterschiede durchschnittlich annehmen, da hiervon die Genauigkeit abhängig ist, mit welcher derartige Versuche überhaupt angestellt werden können.

Die nachstehenden Zahlen geben die unter verschiedenen Bedingungen beobachteten Wellenlängen an, wobei zur Vermeidung beständig wiederkehrender Dezimalzeichen als Einheit der Länge das Zehntelmillimeter, die Grenze, bis zu der die Messungen ausgeführt worden sind, benutzt ist. Da eine Minute gleich 2 mm ist, so bedeutet eine solche Einheit je drei Sekunden. Es soll hierbei erwähnt werden, dass die Ablesefehler höchstens zwei dieser Einheiten betragen.

30. Um ein Urtheil über die quantitative Verwendbarkeit des Chroms Cr D zunächst bei 20° zu gewinnen, liess ich zunächst ein Stück des Metalls in 100 ccm Säure sich vollständig auflösen, ohne an dem Versuche irgend etwas anderes vorzunehmen. Die gemessenen Wellenlängen sind:

280 268 272 268 264 267 266 277 276 278 282* 183 153
158 146 158 146 158 145 139 142 142 142 143 136 133 130
130 122 124 119 124 122 115 122 116 112 109 105 104 109
105 107 102 107 102.

Wie man sieht, werden zuerst lange Wellen geschrieben, die bei* sich in kurze verwandeln. Die erste Welle dieser neuen Form ist zu gross, von der zweiten ab tritt aber die Regelmässigkeit ein.

Fasst man je fünf Wellen zusammen, so ergeben sich die Mittelwerthe.

152,0	141,6	130,2	122,6	114,8	106,0
152,0	141,2	132,4	123,6	114,8	116,0

Die Zahlen nehmen stark und regelmässig ab; interpolirt man zwischen den Endwerthen unter der Annahme gleicher Abstände, so erhält man die untere Reihe, deren mittlere Abweichung von der oberen weniger als ein Prozent beträgt.

Eine zweite Reihe ähnlicher Beobachtungen ergab wieder die beständige Abnahme der Wellenlänge, denn es wurde gemessen:

280 275 252 250 241 248 244 240 235 232 230 230
230 228 228 220 223 222 220 224.

Digitized by Google

Hier sind nur lange Wellen geschrieben worden. Die Mittelwerthe der Fünfergruppen unter Auslassung der beiden ersten Wellen sind 257, 243, 226.

Eine dritte Reihe ergab eine ebenso regelmässige Zunahme der Wellenlängen, wie die erste eine Abnahme ergeben hatte, nämlich

227 244* 159 143 146 145 145 148 148 146 148 153 151 148 153 160 156 151 154.

Die Mittelwerthe von je 5 Wellen sind 145 149 153, deren Abstände ganz gleich sind.

31. Die weiteren Versuche, die Wellen zu vergleichen, die beim Uebertragen des Metalls in frische Säureproben eintreten, werden bei 20° sehr durch das Auftreten der verschiedenen Formen erschwert. Die Entstehung derselben hängt augenscheinlich nicht von der inneren Beschaffenheit des Metalls ab, sondern von etwas, was sich bei jeder Anstellung eines neuen Versuches mit dem alten Metall erneuert. Es kann möglicherweise der in der Säure aufgelöste Sauerstoff sein, welcher die Guirlanden auftreten lässt; das Verschwinden derselben während des Versuches würde dann durch das Verschwinden des freien Sauerstoffs aus der Lösung durch die Wirkung des Wasserstoffs, bez. des entstehenden Chlromchlorürs zu deuten sein. Indessen haben dahin gerichtete Versuche, bei denen der aufgelöste Sauerstoff mittelst durchgeleiteten Wasserstoffs entfernt worden war, keine unzweideutigen Ergebnisse geliefert, und es können ganz andere Umstände, die sich nur in frischer Säure finden, z. B. die Abwesenheit von Chromsalzen, die Ursache sein.

Da es indessen einzelne Proben des Metalls giebt, die nur oder fast nur kurze Wellen schreiben, so konnte ich genügendes Material für die Beantwortung der Hauptfrage sammeln. Die nachstehenden Zahlen sind die Mittel aus je fünf Wellen, welche das Metall nach dem Uebertragen in frische Säure geschrieben hatte. Zugefügt sind die wahrscheinlichen Fehler, die sich ergeben, wenn man jedes dieser Fünfermittel als einen einzelnen Werth betrachtet und diese Zahlen mit dem Mittelwerth der ganzen Versuchsreihe vergleicht. Und zwar ist nicht der wahrscheinliche Fehler des Gesammtmittels berechnet, sondern der der einzelnen Fünfergruppe. Man erhält dadurch einen Ausdruck für die Wahr-

Digitized by Google

scheinlichkeit, mit welcher man durch die Beobachtung einer solchen Fünfergruppe die Schwingungsdauer des Metalls unter den vorhandenen Umständen ermitteln kann. Es sei besonders betont, dass die sich ergebenden Fehler nur zum kleinsten Theile Beobachtungsfehler sind; sie müssen vielmehr als ein Maass für die Ungleichförmigkeit des Metalls aufgefasst werden, welche bei der allmählichen Auflösung zu Tage tritt. Die Berechnung des wahrscheinlichen Fehlers geschieht nach der Formel $f = 0{,}68 \sqrt{\frac{\Sigma \Delta^2}{n-1}}$, wo Δ die Abweichung vom Mittel und n die Zahl der Einzelwerthe ist.

Vier unabhängige Versuchsreihen ergaben:

109,6 106,8 103,2 110,4	Mittel	107,5 ± 2,2
98,0 102,8 97,4 92,8 93,2 93,4 93,7	„	95,9 ± 2,3
109,6 114,0 117,2 113,4	„	113,5 ± 2,1
100,6 99,8 100,0 107,4	„	102,0 ± 2,5

Die wahrscheinlichen Fehler betragen durchschnittlich ± 2,3, also rund 2,1 % des Werthes.

32. Da die vorläufigen Versuche über den Einfluss der Temperatur gezeigt hatten, dass die Verschiedenheiten der Formen durch eine geringe Erhöhung derselben verschwanden, so habe ich zunächst bei 30° ähnliche Versuche, wie die eben beschriebenen wiederholt.

Es ergab sich alsbald, dass beim Anfange des Versuches die Wellen mit erfreulicher Bestimmtheit und Schnelligkeit einsetzten. Die meist eine halbe bis zu einer ganzen Stunde dauernden Präliminarien, die bei 20° den regelmässigen Wellen voraufgehen, waren hier ganz verschwunden, und in einer Zeit, die wenig länger war, als die einer Schwingung, hatte sich das erste Wellenthal gebildet, worauf die folgenden Wellen bereits in vollkommener Ausbildung abliefen. Ferner traten ausschliesslich Wellen einer Form auf, die der kurzen Welle (S. 63) entsprach, deren Dauer etwa die Hälfte der bei 20° betrug. Alles dies lässt die Messungen unter diesen Verhältnissen als weit bequemer und förderlicher erscheinen. Ein einziger Nachtheil liegt in der ziemlich schnellen Gesammtreaction, wodurch das Metall reichlich gelöst und die Säure bald stark chromhaltig wird.

Es wurden vier Versuchsreihen angestellt. Bei zweien, den Versuchen I und II, wurde das Metall einfach in seinem Henkelkruge in die neue Säure übertragen, ohne irgend einer

Digitized by Google

Zwischenbehandlung unterworfen zu werden. Bei den Versuchen III und IV wurde dagegen das Metall jedesmal abgespült und mit einem Pinsel abgewaschen. Ein Einfluss dieser verschiedenen Behandlung auf die Regelmässigkeit der Perioden konnte indessen nicht bemerkt werden. Es sind hier der Anschauung wegen alle gemessenen Wellenlängen (in 0,1 mm) verzeichnet.

Versuch I bei 30°.

61	57	62	61	65	68	62,3
70	60	66	68	64	65	65,5
57	62	70	72	69	69	66,5
66	64	65	63	65	66	64,8
66	67	64	63	62	62	64,0
70	70	68	71	71	68	69,7
66	68	69	70	69	68	68,3
						$66{,}5 \pm 2{,}1$

Lässt man die erste Reihe fort, die wie immer grosse Unregelmässigkeiten zeigt, so ist noch ein mittlerer Fehler von $\pm 3\,\%$ vorhanden.

Versuch II bei 30 %.

61	57	62	61	65	61,2
60	66	66	68	64	64,8
57	62	70	72	69	66,0
66	64	65	63	65	64,6
66	67	64	63	62	64,4
70	70	68	71	71	70,0
66	68	69	70	69	68,8
					$65{,}7 \pm 1{,}9$.

Versuch III.

58	53	55	54	58	56	55	58			55,1
58	58	56	59	58	62	58				58,4
62	64	64	62	59	59	62				61,7
61	59	60	59	57	56	58	62			59,0
56	51	54	56	54	54	56	55	58	57	55,1
56	56	57	57	56	60	52	58	54	58	57,8
60	65	64	60	62	62	65	60	62	64	62,4
										$58{,}5 \pm 2{,}9$.

Versuch IV.

51	50	58	53	52	57	50				53,0
55	53	53	56	51	50	51				52,6
54	53	54	59	53	54	57				54,9
54	57	56	54	53	54	52	57			54,0
54	57	60	57	55	58	59	58			57,2
59	58	59	58	55	55	57	53	55	56	56,6
53	52	52	52	51	50	55	51	53	51	51,7
										54,8 ± 2,1.

Man findet bei allen Versuchen die gleichen Schwankungen wieder, und ich habe kein Mittel gefunden, sie zu verkleinern. So gross sind also wahrscheinlich die Verschiedenheiten in der Beschaffenheit des Metalls, welche bei der allmähligen Auflösung nach einander zur Geltung kommen. Die Mittelwerthe verschiedener Proben des Metalls, die aus einer Schmelze, aber aus verschiedenen Stellen des Regulus stammen, zeigen sich noch weiter von einander verschieden, und man darf nicht erwarten, dass die endlichen Mengen Metall, die man zu jedem Versuche verwendet, in sich gerade ganz gleichförmig sein werden.

33. Um eine genauere Anschauung darüber zu gewinnen, welcher Theil dieser Veränderlichkeit im Metall selbst liegt, und welcher etwa dadurch hervorgebracht wird, dass die Säure erneuert und das Metall gehandhabt (nur übertragen oder auch mechanisch gereinigt) wird, habe ich je zwei Stücke in einer etwas grösseren Menge, 100 ccm. Säure, bei 30° angesetzt. Jedes Stück wog etwa 0,2 g, war also fähig, rund 5 ccm dieser Säure zu sättigen. Dieser an sich geringe Einfluss machte sich ausserdem ganz stetig geltend, so dass etwaige Schwankungen in der Beschaffenheit des Metalls jedenfalls sichtbar werden mussten.

Um das Ergebniss dieser Versuche anschaulich darzustellen, sind beistehend in Fig. 12 die beobachteten Wellenlängen neben einander als Ordinaten in gleichen, kleinen Abständen eingetragen. Wäre die Wellenlänge ganz constant, so müssten die Punkte eine horizontale Gerade bilden. Die langsame Absättigung der Säure sollte die Linie ein wenig ansteigen lassen, und zwar, da die Lösung anfangs schneller erfolgt, als später, in einer gegen die Abscissenaxe concaven Linie. Doch ist, wie sich aus den Linien alsbald ergiebt, dieser Einfluss sehr gering, denn er wird

Digitized by Google

durch die Vermehrung der Chromsalzmenge, die ein wenig beschleunigend wirkt, nahezu compensirt.

In Fig. 12 ist ein Versuch dargestellt, der mit Cr D bei 30° ausgeführt worden ist. Die Wellenlänge betrug annähernd 5 mm; in der Zeichnung ist sie etwa um das fünffache vergrössert, so

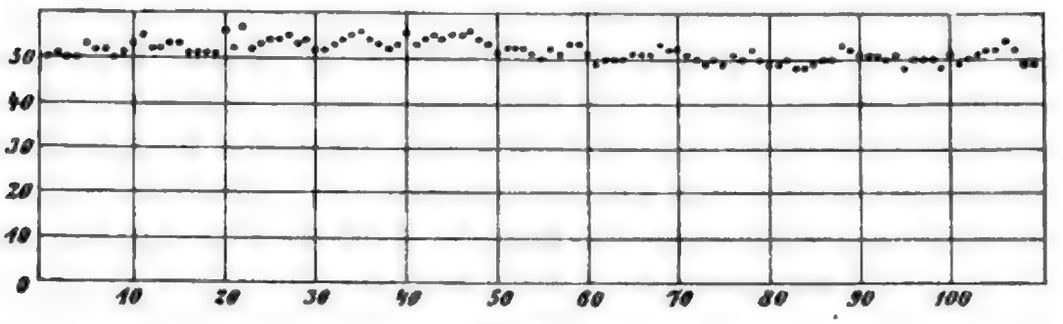


Fig. 12.

dass jedes Millimeter Verschiedenheit in den Ordinaten einen wirklichen Unterschied von 0,2 mm in der Wellenlänge bedeutet.

Man erkennt unzweifelhaft eine langsame Aenderung der mittleren Wellenlänge, die zuerst zunimmt, um einen bei etwa 5,3 oder 5,4 belegenen Mittelwerth schwankt und dann wieder auf 5,0 sinkt. Auch die kleinen Wellen, welche sich über diese grosse Bewegung lagern, möchte ich als reelle Aenderungen der Wellenlänge ansehen; hierfür spricht die regelmässige Anordnung der Punkte, welche nicht vorhanden sein könnte, wenn diese Verschiedenheiten nur von Ablese- oder sonstigen Versuchsfehlern herrührten.

Gleiches geht aus Fig. 13 hervor, welche einen ähnlichen Versuch bei 30° darstellt, bei dem das Metall eine bedeutend

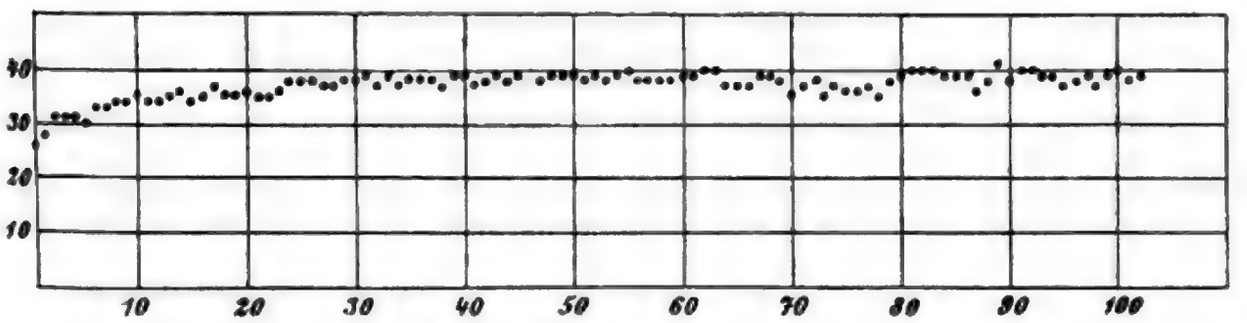


Fig. 13.

kleinere Wellenlänge ergab. Man erkennt zunächst ein langsames Ansteigen der Wellenlänge, die bis fast 40 geht; darauf folgt ein Absinken auf rund 33, und schliesslich wieder eine Erhebung auf den ursprünglichen Werth.

Digitized by Google

Die Gesammtheit dieser Beobachtungen zeigt sicher, dass keine Aussicht besteht, mit dem vorhandenen Metall eine grössere Genauigkeit in der Definition der Erscheinung zu erreichen, als sie sich aus den mitgetheilten Tabellen ergeben hat. Darnach können die Mittelwerthe aus einer so grossen Anzahl Wellen, dass die Ablesefehler unter 1 % sinken, an demselben Stück Metall Unterschiede bis zu 10 % aufweisen, wenn man Bestimmungen aus dem ganzen Verlaufe der Auflösung verwendet.

Die Genauigkeit lässt sich indessen steigern, wenn man die zu vergleichenden Lösungen mit demselben Stücke Metall mehrfach abwechselnd untersucht. Denn da die grossen Aenderungen in der Wellenlänge einigermaassen langsam und stetig erfolgen, so wird durch solche abwechselnde Bestimmungen ein erheblicher Theil des genannten Fehlers beseitigt. An dem Zahlenmaterial der späteren Messungen wird sich die erreichte Genauigkeit ergeben.

34. Um den S. 65 erwähnten Nachtheil einer zu schnellen Auflösung zu vermeiden, ohne die Vortheile einzubüssen, die mit der Anwendung der höheren Temperatur verbunden sind, habe ich schliesslich 25° als Arbeitstemperatur gewählt, und hier neue Versuche der beschriebenen Art, nur in noch grösserem Umfange ausgeführt, um mich allgemein über alle Einzelheiten der obwaltenden Verhältnisse zu belehren. Es hat sich, wie hier schon vorausgenommen sei, wesentlich dasselbe Verhalten des Chroms herausgestellt, wie es bei 30° beobachtet worden war, nur dass die Wellenlänge entsprechend der niedrigeren Temperatur grösser war. Die Bestimmtheit der Reaction liess auch bei dieser Temperatur nichts zu wünschen übrig.

Um über den Einfluss der verschiedenen Factoren zunächst ein Bild zu gewinnen, wurde ein Stück Chrom *D* von 0,15 g Gewicht in 10 ccm doppelt normaler Säure bei 25° aufgelöst, ohne dass irgend etwas daran geschah. Es wurden folgende Wellenlängen gemessen.

Tab. 1. Cr D in 10 ccm Säure.

71 70 71 72 73 | 74 65 69 73 73 | 74 74 75 76 73 | 75 78 79 75 77 | 76 77 77 85 74 | 77 80 81 79 74 | 79 84 75 78 73 | 71 82 87 87 84 | 84 79 82 84 85 | 82 81 88 86 85 | 90 85 90 95 89 | 84 85 96 86 88 | 97 84 92 95 93 | 100 83 99 93 95 | 100 99 89 94 86 | 85 100 90 104 93.

Digitized by Google

Um das erhaltene Ergebniss anschaulicher zu machen, habe ich in Fig. 14 die Wellenlängen wieder neben einander als Ordinaten gegen die Nummer der Welle als Abscisse eingetragen. Der Raumersparniss wegen ist die Ordinate 60 als Nulllinie genommen, da kleinere Wellen nicht vorkamen.

Die Verbindungslinie zeigt zunächst im allgemeinen einen ansteigenden Gang. Derselbe rührt von der langsamen Sättigung der Säure her, welche sich unter der Voraussetzung, dass (primär oder secundär) Chromchlorid entsteht, auf rund 40 % der vorhandenen Menge berechnet. Dass die Wellenlänge hierbei von

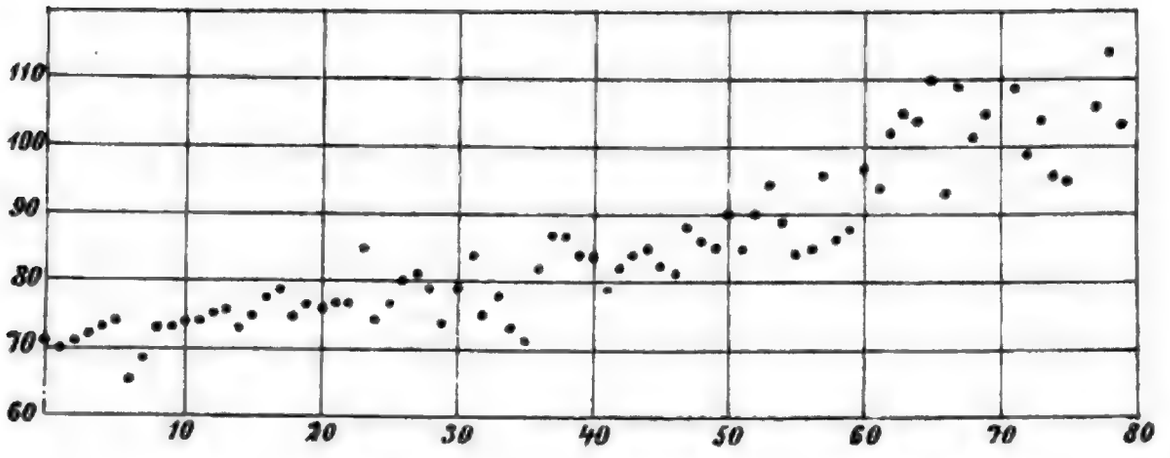


Fig. 14.

70 bis 100 gestiegen ist, bedeutet, dass die Wellenlänge etwas weniger zunimmt, als der Säuretiter abnimmt.

Ferner aber lässt sich der Einfluss der langsamen Aenderung der Beschaffenheit während der Auflösung des Metalls und die Bethätigung verschiedener Schichten desselben deutlich erkennen. So wird die plötzliche Verkürzung zwischen der 5. und 8. Welle auf das Zutagetreten einer schneller schwingenden Stelle, die nur klein gewesen ist, zurückzuführen sein. Ebenso sieht man, dass zwischen der 30. und 40. Welle Stellen verschiedener Beschaffenheit um die Beherrschung der Periode kämpfen.

Gegen Ende des Versuches, etwa von der 50. Welle ab werden die Schwingungen viel unregelmässiger, als vorher. Es kann dies daher rühren, dass der zwar nicht sehr bedeutende, aber doch merkliche Rückstand, den das Metall bei der Auflösung hinterlässt, ein Hinderniss für die freie Einwirkung der Säure gebildet hat. Durch die Wasserstoffentwicklung würde dieser Absatz ge-

Digitized by Google

legentlich an einzelnen Stellen beseitigt und die Reaction von neuem belebt werden.

Dass ein fremder Ueberzug einen Einfluss auf die Periode hat, ergiebt sich, wenn man ihn absichtlich dadurch hervorbringt, dass man das Metall in eine Hülle thut, welche den Verkehr mit der umgebenden Säure zwar nicht aufhebt, aber doch hemmt. Dies geschieht, wenn man es in ein dünnes Gewebe einschliesst. Ein dickes hebt die Schwingungen meist völlig auf; ein sehr dünner Seidenstoff (Chiffon genannt), den ich in einfacher Schicht dicht um ein Stück des Metalls gebunden hatte, bewirkte rund dreimal längere Wellen, die so unregelmässig waren, dass von einer Ausmessung nicht wohl die Rede sein konnte.

Nimmt man ohne Rücksicht auf den langsamen Anstieg und auf den Wechsel in der Oberfläche des Metalls, aus je zehn auf einanderfolgenden Wellen das Mittel, und berechnet wieder den wahrscheinlichen Fehler einer einzelnen Welle nach der Formel S. 68, so ergeben sich folgende Werthe:

$$71 \pm 1{,}7$$
$$76 \pm 1{,}4$$
$$78 \pm 2{,}2$$
$$80 \pm 3{,}9$$
$$84 \pm 1{,}8$$
$$89 \pm 3{,}0$$
$$93 \pm 3{,}9$$
$$94 \pm 4{,}5$$

An diesen Mittelwerthen, die nahezu linear zunehmen, lässt sich die Verzögerung durch die Sättigung der Säure gut übersehen. Ebenso ist an den gegen Ende stark zunehmenden wahrscheinlichen Fehlern der Einzelwelle der Einfluss der oben erwähnten schwankenden Verhältnisse deutlich zu erkennen.

35. Um nun zunächst Veränderlichkeit im Gehalte der Säure unschädlich zu machen, wurde der beschriebene Versuch mit 100 ccm Säure wiederholt.

Cr D in 100 ccm. Säure bei 25°.

110 107 110 115 117 120 104 118 118 113 118 121 124 120
118 124 115 116 115 116 112 121 118 114 114 117 110 110
116 119 115 112 120 110 109 110 111 108 101 101 104 102.

Digitized by Google

Wie man sieht, lässt sich hier von einer stetigen Zunahme der Periode nichts mehr bemerken, so dass der angestrebte Zweck erreicht war.

Die Mittelwerthe von je 10 Wellen und die wahrscheinlichen Fehler der einzelnen Welle betragen:

$$113 \pm 3$$
$$119 \pm 3$$
$$116 \pm 3$$
$$110 \pm 4$$

Man kann dasselbe Material gleichzeitig benutzen, um zu ermitteln, mit welcher Genauigkeit sich eine Schwingungsdauer überhaupt als Mittelwerth bestimmen lässt. Dieser Mittelwerth wird bekanntlich um so genauer, je grösser die Zahl der verwendeten Einzelmessungen ist. Doch ist hier aus praktischen Gründen eine ziemlich enge Grenze zu ziehen. Die Messungen müssen vergleichend angestellt werden, indem auf eine Bestimmung in reiner Säure eine andere unter den zu untersuchenden veränderten Umständen erfolgt; für solche Messungen ist es aber besser, die Reaction nicht zu lange dauern zu lassen, um einer möglichen chemischen Veränderung des Zusatzes aus dem Wege zu gehen. Es hat sich am angemessensten erwiesen (s. w. u.), die Zahl von je fünf Wellen zu beobachten, und es soll daher der wahrscheinliche Fehler des Mittelwerthes aus je fünf aufeinanderfolgenden Wellen berechnet werden. Die Zahlen sind:

$$111 \pm 1{,}3$$
$$115 \pm 2{,}9$$
$$120 \pm 0{,}7$$
$$113 \pm 1{,}8$$
$$116 \pm 1{,}1$$
$$114 \pm 1{,}3$$
$$113 \pm 1{,}3$$
$$108 \pm 1{,}7$$

Die hier ermittelten wahrscheinlichen Fehler, deren arithmetisches Mittel 1,5 beträgt, geben an, mit welcher Sicherheit die Wellenlänge aus fünf angrenzenden Wellen berechnet werden kann. Die Zahlen enthalten also nicht die Einflüsse, welche von der langsamen Aenderung in der Beschaffenheit des Metalls herrühren.

Digitized by Google

Um für diese einen Ausdruck zu gewinnen, betrachten wir wie früher die errechneten Mittelwerthe als Bestimmungen derselben Grösse, und vereinigen sie zu einem Hauptmittel. Dies beträgt 114, und der wahrscheinliche Fehler eines einzelnen dieser Werthe ist $\pm$ 2,4.

Wenn man also Versuche mit demselben Stück Metall anstellt, so kann man auf keine grössere Genauigkeit rechnen, als sie durch den wahrscheinlichen Fehler von $\pm$ 2,4 auf 114, also $\pm$ 2,1 % angegeben wird.

Zu ähnlichen Ergebnissen führen Beobachtungsreihen, welche bestimmt waren, den Einfluss der Handhabung der Metalle bei seiner Uebertragung aus einem Versuch in den anderen kennen zu lernen. Sie wurden angestellt, indem nach je fünf Wellen das Metall in frische Säure übertragen wurde. Und zwar geschah die Uebertragung zunächst, ohne dass das Metall irgendwie sonst berührt oder gespült worden wäre. Es sind nur die Mittelwerthe von je fünf Wellen und das Gesammtmittel mit seinem wahrscheinlichen Fehler angegeben.

Chrom D bei 25°, jedesmal in frische Säure übertragen.

84	89,2	64,3
87	91,8	64,4
93	93,5	65,6
90	95,6	63,6
86	95,8	62,2
78	93,2 $\pm$ 2,1.	61,8
78		60,0
73		63,1 $\pm$ 1,5.
84		
84		
84 $\pm$ 4,0.		

Die erste, längste Reihe hat auch den grössten wahrscheinlichen Fehler, weil die Verschiedenheit der einzelnen Schichten des Materials sich natürlich am grössten Stück am meisten geltend macht.

Um nun zu sehen, ob sich eine grössere Gleichförmigkeit dadurch erreichen liess, dass die Rückstände bei der Auflösung vor jedem neuen Versuche beseitigt werden, habe ich drei weitere Reihen so ausgeführt, dass ich jedesmal das Metall mit Hilfe

Digitized by Google

eines Pinsels abgerieben und von mechanisch anhaftenden Stoffen befreit habe. Die entsprechenden Mittelwerthe sind:

Chrom D bei 25°; unter Abwaschen in frische Säure übertragen.

92,0	96,0	84,4
89,6	98,8	95,2
89,6	95,2	95,0
100,4	97,4	95,0
100,4	97,8	83,4
97,6	98,8	75,2
98,0	103,0	71,2
96,5	99,6	63,0
100,6	98,0 ± 2,0.	60,6
96,1 ± 2,7.		

Ein erheblicher Vortheil lässt sich aus dem Verfahren nicht absehen, denn die wahrscheinlichen Fehler liegen zwischen den Grenzen derer, die ohne Abwaschen gewonnen worden sind.

Die dritte Reihe ist nicht berechnet worden, da die Aenderung der Wellenlänge während der Auflösung zu gross war, als dass ein Mittelwerth einen Sinn besessen hätte. Sie ist als ein Beispiel dafür mitgetheilt worden, wie weit zuweilen die Verschiedenheit des Materials an demselben kleinen Stück gehen kann. Allerdings sind derartige bedeutende Aenderungen sehr selten, und der vorliegende Fall ist in dieser Beziehung der auffallendste, den ich beobachtet habe.

36. Gaben die vorstehenden Messungen und Rechnungen Auskunft darüber, in welchem Maasse man während der Auflösung des ganzen Stückes auf die Constanz der Periode rechnen darf, so wird es doch im Hinblick auf die Art der Anwendung für vergleichende Bestimmungen zweckmässig sein, das mitgetheilte Material noch in anderer Weise zu berechnen. Bei der Ausführung vergleichender Versuche wird man kaum anders verfahren können, als dass man zwei Versuche mit demselben Stücke anstellt, bei denen alles bis auf den zu untersuchenden Umstand gleich gehalten wird. Man wird also fragen: wie weit kann man von der beobachteten Periode oder Gruppe von Perioden auf die nächste schliessen?

Um hierauf eine Antwort zu gewinnen, habe ich die Unterschiede je zweier aufeinander folgender Mittelwerthe gebildet und aus diesen das Mittel genommen.

Digitized by Google

Die ununterbrochene Reihe der Tabelle S. 72 ergab in Fünfergruppen zusammengefasst die mittlere Abweichung 1,7, die der Tabelle S. 74 dagegen 3,9. Die Uebertragungsbeobachtungen der Tabelle S. 76 ergaben 4,4, 1,8, 1,0, die Uebertragungen unter Abwaschen der Tabelle S. 77 ergaben 3,0, 2,4, 5,9.

Hiernach zu urtheilen, ist es zweckmässiger, zwischen den einzelnen Versuchen das Metall nicht zu reinigen, sondern es möglichst unberührt in den neuen Versuch zu übertragen. Da die Reinigung für die allgemeinen Mittelwerthe auch keinen Vortheil ergeben hatte, so wurde in der Folge jeder derartige Eingriff vermieden, und nur durch Bewegung des Glasbechers, in dem sich das Metall befand, für die gleichförmige Berührung des letzteren mit der neuen Lösung Sorge getragen.

Es kann noch die Frage aufgeworfen werden, ob es wegen der Veränderungen des Metalls nicht zweckmässiger ist, noch kürzere Beobachtungsgruppen zu machen. Dadurch wird die Vergleichbarkeit der aufeinanderfolgenden Versuche besser, die Genauigkeit des Mittelwerthes leidet aber gleichzeitig durch die Verminderung der Anzahl der Beobachtungen. Ich habe deshalb die längste Reihe, die der Tabelle S. 74 in Vierer- und in Dreiergruppen getheilt, und an deren Mittelwerthen in gleicher Weise die mittlere Abweichung berechnet. Sie ergab sich für die Vierergruppen zu 3,6, für die Dreiergruppe zu 3,4, also bedeutend grösser als bei den Fünfergruppen. Hier überwiegt also die Verschlechterung der Mittelwerthe durch die zu kleine Zahl der zusammengefassten Einzelmessungen. Andererseits ergiebt die Berechnung der Zehnergruppen von S. 72 die mittlere Abweichung 3,3; hier hat sich also der Schluss von der früheren Messung auf die spätere durch Zusammenfassung zu grosser Gruppen verschlechtert, da die Zahlen einen „Gang“ haben. Da in fast allen Fällen ein Gang wegen der langsamen Aenderung der Oberfläche des Metalls vorhanden ist, wenn er auch meist kleiner ausfällt, so ergiebt sich, dass eine in der Nähe von fünf liegende Zahl von Wellen in der That für die Messungen am geeignetsten ist.

37. Von dem Chrom *D*, mit welchem die vorbeschriebenen Versuchen aufgeführt worden sind, unterscheidet sich das S. 42 erwähnte, durch Schmelzen unter Gypszusatz erhaltene Metall Cr 13, abgesehen von der Nothwendigkeit der Anwesenheit von Dextrin oder ähnlichen Stoffen für das Schwingen noch dadurch,

Digitized by Google

dass es bei der Auflösung einen viel beträchtlicheren Rückstand hinterlässt. Dieser beeinflusst durch die Bekleidung des Metalls in der S. 74 geschilderten Weise die Periode, und es entsteht zunächst die Frage, ob die daher rührende Aenderung regelmässig genug ist, um messende Versuche zu ermöglichen.

Um dies zu entscheiden, wurde das Metall in der gewöhnlichen Säure aufgelöst; ohne dass irgend eine Aenderung damit vorgenommen wurde. Die Menge der Säure war so gross, dass ihre Absättigung nicht über 2 % am Schlusse des Versuches betrug. Der Säure war 0,01 % Dextrin zugesetzt worden; die Temperatur war 20°.

Cr. 13 bei 20°.

33 29 37 40 38 45 42 41 40 43 37 40 43 40 39 41 44
41 43 42 43 41 41 39 40 41 40 40 40 41 41 41 42 43 43
42 43 43 43 41 43 44 44 44 44 45 45 44 45 44 46 44 46
46 45 46 45 44 46 48 46 46 47 48 49 48 48 49 47 44 47
46 46 49 48 49 48 49 49 49 50 51 52 51 50 50 49 49 48
49 50 51 52 53 53 51 51 52 50 51 52 52 52 52 51 51 54
53 55 56 53 55 53 54 56 55 55 58 57 60 58 58 59 59 61
63 64 69 63 66 66 69 70 68 65 68 70 70 71 68.

Eine Uebersicht der Ergebnisse dieses etwa 7 Stunden langen Versuches findet sich in der mehrfach benutzten Darstellung in

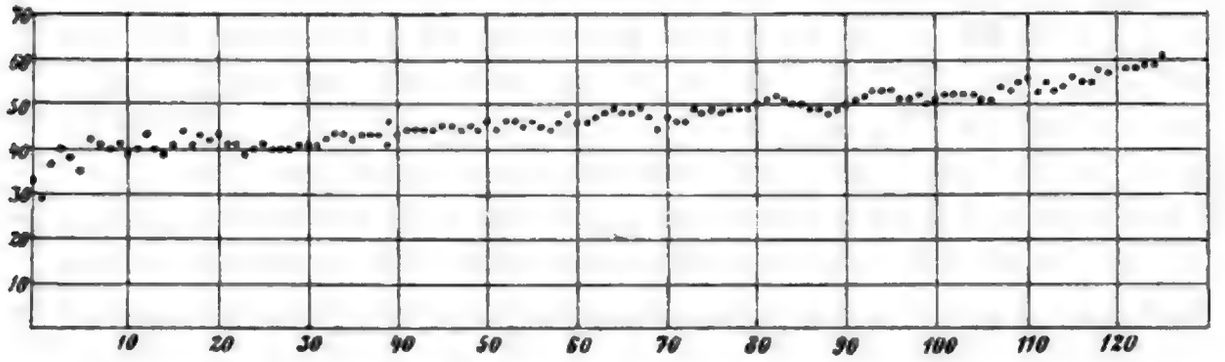


Fig. 15.

Fig. 15. Man sieht, dass die Wellenlänge ziemlich regelmässig im Laufe des Versuches zunimmt.

Um zu einem zahlenmässigen Urtheil zu gelangen, habe ich je fünf Wellen zu einer Gruppe zusammengefasst, aus ihnen das Mittel genommen, und mit diesen Mittelwerthen die Zahlen verglichen, die unter der Annahme einer der Wellenzahl proportionalen

Digitized by Google

Zunahme der Periode sich berechnen lassen. In der nachstehenden Tabelle sind die Ergebnisse dieser Rechnung angegeben.

Nimmt man wieder das Mittel aus je fünf Wellen, und setzt die Zunahme linear an, so erhält man folgende Vergleichstabelle:

		Δ
39,2	39,3	+ 0,1
40,6	40,0	− 0,6
41,6	40,7	− 0,9
41,2	41,3	+ 0,1
40,2	42,0	− 1,8
41,6	42,7	+ 1,1
42,8	43,3	+ 0,5
43,2	44,0	+ 0,7
44,6	44,7	+ 0,1
45,2	45,3	+ 0,1
45,2	46,0	+ 0,8
47,0	46,7	− 0,3
48,2	47,3	− 0,9
46,4	48,0	+ 1,6
48,6	48,7	+ 0,1
50,8	49,3	− 1,5
49,2	50,0	+ 0,8
51,0	50,7	− 0,3
50,2	51,3	+ 1,1
50,2	52,0	+ 1,8
51,8	52,7	+ 0,9
52,8	53,3	+ 0,5

der wahrscheinliche Fehler jeder Fünfergruppe beträgt $\pm$ 0,5, d. h. ungefähr ein Prozent des gemessenen Werthes.

Die Unregelmässigkeiten gegen den Schluss des Versuches ergeben allerdings einen weit grösseren wahrscheinlichen Fehler. Sie treten nach etwa siebenstündiger Dauer des Versuches ein, und rühren wahrscheinlich von der S. 73 geschilderten unregelmässigen Abhebung der entstandenen Schicht durch die Wasserstoffentwicklung her.

38. Lässt dieser Versuch an dem Metall Cr 13, eine erheblich grössere Genauigkeit erhoffen als sie das Metall D erreichen liess, so haben mich fortgesetzte Versuche belehrt, dass das günstige

Ergebniss nur die Folge der Benutzung eines besonders gleichförmigen Stückes war, wie dies ja schon im glatten Verlauf der Linie in Fig. 15 zur Anschauung kommt. Ein zweiter, unter gleichen Umständen ausgeführter Versuch ergab die folgenden Wellenlängen:

Cr. 13 bei 20°, HCl = $\frac{1}{12}$ l mit 0,01 % Dextrin.

30 31 33 33 32 36 35 36 36 35 38 383 36 38 40 40 40 39
404 41 39 40 41 404 41 42 42 43 42 42 42 414 45 47 44
42 43 44 42 46 44 45 45 46 47 46 47 494 49 49 50 49 51
50 51 52 52 53 53 54 55 56 59 59 59 62 61 61 63 64 65 63
63 62 63 68 65 72 73 72 72 64 72 71 70 69 76 71 72 61
69 68 60 54 54 54 53 51 55 55 58 59 61 60 65 71 72 60
65 60 59 59 63 64 60 63 65 63 62 63 67 67 70 70 70 68
68 67 68 68 67 67 66 64 72 63 63 73 70 71 66 88 69 73
7 66 75 67 76 74 76 74 78 68 76 78 78 74 91 84 94 89 98 96.

Wie aus der Darstellung in Fig. 16 ersichtlich ist, findet eine einigermaassen lineare Zunahme der Wellenlänge etwa bis zur 80. Welle statt; dann treten kleinere Gruppen naheliegender Werthe zwischen kurzen Perioden grosser Unregelmässigkeit ein,

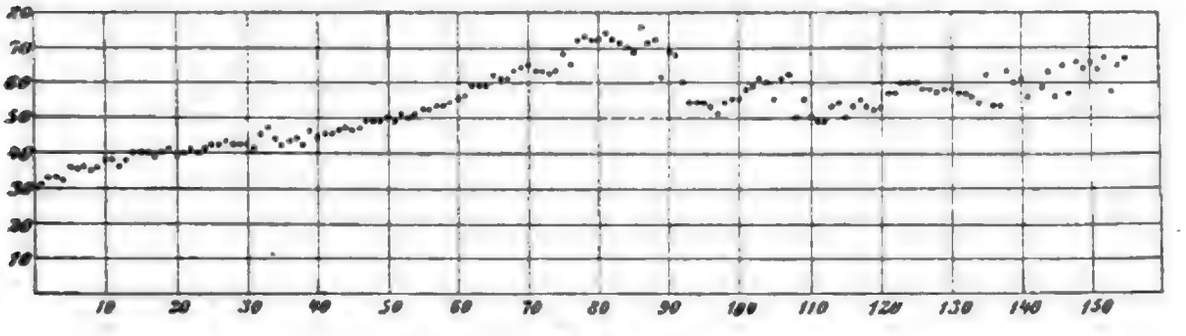


Fig. 16

die offenbar von der Bethätigung anderer Schichten herrühren, welche während der Auflösung zu Tage getreten sind. Von der 135. Welle ab aber werden die Zahlen ganz unregelmässig; dies ist wohl unzweifelhaft auf den Einfluss des nach sechsstündiger Reaction ziemlich stark gewordenen Ueberzuges zurückzuführen.

Vereinigt man wieder je fünf Wellen der ersten, regelmässigeren Periode von 80 Wellen zu Mittelwerthen, und vergleicht diese mit einer unter der Annahme geradliniger Veränderung interpolirten Reihe, so ergeben sich weit grössere Abweichungen,

Digitized by Google

welche mindestens 3% im Mittel betragen. Der Kürze wegen ist das Zahlenmaterial hier nicht ausführlich angegeben.

Hieraus folgt, dass auch das Metall Cr 13 auf dem eingeschlagenen Wege keine grössere Genauigkeit der Messung in Aussicht stellt. Da aber der Ueberzug durch den entstehenden Rückstand die Periode erheblich beeinflusst, so kann vermuthet werden, dass bei regelmässiger Beseitigung desselben bessere Zahlen sich werden erzielen lassen.

39. Nach dieser Richtung habe ich eine grosse Zahl von Versuchen angestellt, die indessen das allgemeine Resultat geliefert haben, dass die in der Verschiedenartigkeit des Metalls liegenden Fehlerquellen die anderen soweit überwiegen, dass die Genauigkeitsgrenze durch Abänderungen in der Behandlung des Metalls nur wenig beeinflusst wird. Die wichtigsten dieser Versuche sollen kurz beschrieben werden.

Die ersten Messungen habe ich angestellt, bevor die S. 47 geschilderte Dextrinwirkung erkannt worden war. Dadurch, dass ich für die aufeinanderfolgenden Einzelmessungen Antheile der Säure verwendete, in welcher das Stück „angegangen" war, d. h. welche die im Tüllsäckchen enthaltene Dextrinmenge aufgelöst hatte, waren die Messungen untereinander vergleichbar.

Zuerst wurde das Metall Cr 13 in 100 ccm der Säure gebracht, bis sich regelmässige Schwingungen ausgebildet hatten dann wurden je 10 ccm dieser Säure in kleinere Gläser vertheilt, und das Metall in diesen weiter beobachtet. Und zwar wurde abwechselnd einmal das Metall ohne weiteres in den neuen Versuch übertragen, das andere Mal wurde es gespült und zwischen Filtrirpapier abgepresst, um die Oberflächenschicht zu entfernen. Die erhaltenen Wellen wurden in Gruppen zu zehn vereinigt und aus ihnen das Mittel genommen. Hierbei ist noch zu bemerken, dass die ersten zwei oder drei Wellen in einem solchen neuen Versuch immer merklich kleiner ausfielen, als die folgenden, und zwar waren sie sowohl kürzer wie auch niedriger. Zur Ziehung des Mittelwerthes wurden sie nicht benutzt, sondern es dienten dazu die Wellen, die ihre volle Höhe erhalten hatten.

Die Mittelwerthe sind

Ohne Reinigung	Mit Reinigung
30,4	
31,8	31,1

Digitized by Google

Ohne Reinigung	Mit Reinigung
32,8	29,8
30,3	29,1
29,4	28,8
28,7	

Wie man sieht, sind die mit Reinigung erhaltenen Werthe immer etwas kleiner, als die ohne Reinigung. Die Ausbildung des Ueberzuges findet also schon bei der verhältnissmässig kurzen Versuchsdauer jeder einzelnen Gruppe erheblich genug statt, um einen Einfluss auf den nächsten Versuch auszuüben.

Gleichzeitig ergiebt sich, dass die Abweichungen vom Mittelwerth in der ersten Reihe viel bedeutender sind, als in der zweiten; der wahrscheinliche Fehler beträgt dort $\pm$ 1,2, hier $\pm$ 0,8. Wenn auch bei der kleinen Zahl der Einzelwerthe kein besonderes Gewicht auf den absoluten Werth dieser wahrscheinlichen Fehler zu legen ist, so weisen sie doch hinreichend deutlich darauf, dass hier die Reinigung des Metalls zwischen den einzelnen Versuchen vorzuziehen ist.

Eine zweite Versuchsreihe, die unter denselben Bedingungen wie die vorige ausgeführt wurde, nur dass die Reinigung vor jedem neuen Versuch erfolgte, ist in ihren Mittelwerthen nachstehend wiedergegeben.

Cr 13 bei 20°.

29,2 29,6 30,0 29,2 29,8 29,6 30,2 28,8 27,6 26,6

Bildet man die Unterschiede je zweier auf einander folgender Versuche, um einen Aufschluss über die Genauigkeit anzustellender Vergleichsversuche zu erlangen, so ergiebt sich der Mittelwerth der Abweichungen zu $\pm$ 0,7. Die Benutzung einer gemessenen Wellenlänge für den Vergleich mit dem nächsten Versuch bringt also einen wahrscheinlichen Fehler von 2,3 % mit sich.

Zahlreiche ähnliche Versuche, die zum Theil zu anderen Zwecken angestellt worden waren, ergaben ungefähr dieselben Fehlergrenzen. Ich habe das entsprechende Material vereinigt, um zu einem guten Mittelwerth des wahrscheinlichen Fehlers zu gelangen. Die Zahlen sind meist Mittel aus je fünf gemessenen Wellen.

31,4 30,2 29,9 29,2 29,4 29,0 29,6 $\pm$ 0,6
28,0 27,5 27,5 27,5 27,0 26,2 27,8 $\pm$ 0,5
29,8 30,2 30,0 31,8 30,6 30,2 29,7 30,1 29,0 27,7 26,9 $\pm$ 0,8

Digitized by Google

Während diese Versuche vor Kenntniss der Dextrinwirkung ausgeführt worden waren, sind die nachstehenden in Glasbechern und mit einer Säure ausgeführt, welche 0,01 % Dextrin enthielt.

30,0	30,4	31,4	31,6	32,6	34,0	34,8	33,2	32,0	32,6	± 0,9
36,8	37,6	39,6	39,6	41,2	44,4	41,8	42,8	43,0	41,6	42,2 ± 1,3
34,0	33,6	35,2	35,4	36,0	37,4	35,2	36,6	34,4	37,0	± 1,4

Der Mittelwerth aller dieser Abweichungen beträgt ± 0,9, also bei der durchschnittlichen Wellenlänge von 30 gerade 3 %. Der Fehler ist eher etwas grösser, als der beim Metall Cr *D* gefundene, doch sind beide nicht sehr verschieden.

Aus dem nicht geringen Betrage des wahrscheinlichen Fehlers ergiebt sich als Regel für die Messung der Einflüsse, welche unter verschiedenen Verhältnissen in Bezug auf die Periode eintreten, dass man nicht zu kleine Beträge derselben beobachten soll. Im allgemeinen wird es am vortheilhaftesten sein, sich so einzurichten, dass die Periode im Verhältniss 1 : 2 vergrössert oder verkleinert wird.

40. Die vorstehend mitgetheilten Versuche sind ersichtlicher Weise nur Vorbereitungen auf weitere Studien, die zur Aufklärung der Chromwellen unternommen werden müssen. Ich habe sie zusammengefasst und mitgetheilt, weil sie erledigt sein mussten, bevor ein weiteres Fortschreiten möglich war. Die Anzahl der angestellten Versuche zur Aufklärung der allgemeinen Verhältnisse ist sehr viel grösser gewesen, als sich aus der zusammenfassenden Darstellung entnehmen lässt, da infolge der unbekannten Beschaffenheit des Forschungsgebietes eine grosse Zahl blosser Tastversuche angestellt werden musste, bevor ein Einblick in die vorhandene Regelmässigkeit gewonnen war. Wenn manche wichtige Frage hierbei noch nicht berührt worden ist, so möge man dies mit dem Missverhältnisse zwischen der Weite der Aufgabe und der Beschränkung der Zeit und Arbeit, die ich ihr zu widmen vermag, entschuldigen.

Februar 1900.

Digitized by Google

ZEHNTER BAND. (XV. Bd.) Mit 7 Tafeln. hoch 4. 1874. brosch. Preis 21 ℳ.

W. WEBER, Elektrodynam. Maassbestimmungen, insbes. über das Princip der Erhaltung der Energie 1871. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Untersuch. d. Weges e. Lichtstrahls durch e. beliebig Anzahl v. brechenden sphär. Oberflächen. 1871. 3 ℳ 60 ₰.
C. BRUHNS und E. WEISS, Bestimmung der Längendifferenz zwischen Leipzig und Wien. 1872. 2 ℳ.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 9. Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. d. Schwerspathes. M. 4 Taf. 1872. 2 ℳ.
— Elektr. Untersuch. 10. Abhdl.: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Aragonites. Mit 3 Taf. 1872. 2 ℳ.
C. NEUMANN, Ueber die den Kräften elektrodynam. Ursprungs zuzuschreibenden Elementargesetze. 1873. 3 ℳ 80 ₰.
P. A. HANSEN, Von der Bestimmung der Theilungsfehler eines gradlinigen Maassstabes. 1874. 4 ℳ.
— Ueber d. Darstell. d. grad. Aufsteig. u. Abweich. d. Mondes in Funktion d. Länge in d. Bahn u. d. Knotenlänge. 1874. 1 ℳ.
— Dioptr. Untersuch. mit Berücksicht. d. Farbenzerstreuung u. d. Abweich. wegen Kugelgestalt. 2. Abhdlg. 1874. 2 ℳ.

ELFTER BAND. (XVIII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 21 ℳ.

G. T. FECHNER, Ueber den Ausgangswerth der kleinsten Abweichungssumme, dessen Bestimmung, Verwendung und Verallgemeinerung. 1874. 2 ℳ.
C. NEUMANN, Ueber das von Weber für die elektrischen Kräfte aufgestellte Gesetz. 1874. 3 ℳ.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 11. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Kalkspathes, des Berylles, des Idocrases und des Apophyllites. Mit 3 Taf. 1875. 2 ℳ.
P. A. HANSEN, Ueber die Störungen der grossen Planeten, insbesondere des Jupiter. 1875. 6 ℳ.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 12. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Gypses, des Diopsids, des Orthoklases, des Albits und des Periklins. Mit 4 Taf. 1875. 2 ℳ.
W. SCHEIBNER, Dioptrische Untersuchungen, insbesondere über das Hansen'sche Objectiv. 1876. 3 ℳ.
C. NEUMANN, Das Weber'sche Gesetz bei Zugrundelegung der unitarischen Anschauungsweise 1876. 1 ℳ.
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbes. über die Energie der Wechselwirkung Mit 1 Taf. 1878. 2 ℳ.

ZWÖLFTER BAND. (XX. Bd.) Mit 13 Tafeln. hoch 4. 1883. brosch. Preis 22 ℳ.

W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen 13. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Apatits, Brucits, Coelestins, Prehnits, Natroliths, Skolezits, Datoliths und Axinits Mit 3 Taf. 1878. 2 ℳ.
W. SCHEIBNER, Zur Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1879 5 ℳ.
— Supplement zur Abhandlung über die Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1880. 1 ℳ 50 ₰.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 14. Abhdlg.: Ueb. d. photo- u. thermoelektr. Eigensch. d. Flussspathes. M. 3 Taf. 1879 2 ℳ.
C. BRUHNS, Neue Bestimmung der Längendifferenz zwischen der Sternwarte in Leipzig und der neuen Sternwarte auf der Türkenschanze in Wien. 1880. 2 ℳ 40 ₰.
C. NEUMANN, Ueber die peripolaren Coordinaten. 1880. 1 ℳ 50 ₰.
— Die Vertheilung der Elektricität auf einer Kugelcalotte. 1880 2 ℳ 40 ₰.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 15. Abhandlung: Ueber die aktino- und piezoelektrischen Eigenschaften des Bergkrystalles und ihre Beziehung zu den thermoelektrischen. Mit 4 Tafeln. 1881. 2 ℳ.
— Elektr. Untersuchungen. 16. Abhdlg.: Ueb. die thermoelektr. Eigensch. d. Helvins, Mellits, Pyromorphits, Mimetesits, Phenakits, Pennins, Dioptases, Strontianits, Witherits, Cerussits, Euklases und Titanits Mit 3 Taf. 1882 2 ℳ.
— Elektr. Untersuch. 17. Abhdlg.: Ueber die bei einigen Gasentwickelungen auftretenden Elektricitäten. 1883. 1 ℳ 80 ₰.

DREIZEHNTER BAND. (XXII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 30 ℳ.

G. T. FECHNER, Ueber die Frage des Weber'schen Gesetzes u. Periodicitätsgesetzes im Geb. d. Zeitsinnes. 1884. 2 ℳ 80 ₰.
— Ueber die Methode der richtigen und falschen Fälle in Anwendung auf die Maassbestimmungen der Feinheit oder extensiven Empfindlichkeit des Raumsinnes. 1884. 7 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die bei der Untersuchung von Gelenkbewegungen anzuwendende Methode, erläutert am Gelenkmechanismus des Vorderarmes beim Menschen. Mit 4 Taf. 1885. 2 ℳ.
F. KLEIN, Ueber die ellipt. Normalcurven der n^{ten} Ordnung u. zugehörige Modulfunctionen der n^{ten} Stufe 1885 1 ℳ 80 ₰.
C. NEUMANN, Ueber die Kugelfunctionen P_n und Q_n, insbesondere über die Entwicklung der Ausdrücke $P_n(zz_1 + \sqrt{1-z^2}\sqrt{1-z_1^2}\cos\Phi)$ und $Q_n(zz_1 + \sqrt{1-z^2}\sqrt{1-z_1^2}\cos\Phi)$. 1886 2 ℳ 40 ₰.
W. HIS, Zur Geschichte des menschl. Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Mit 1 Taf. u. 10 Holzschn. 1886. 2 ℳ.
H. BRUNS, Über eine Aufgabe der Ausgleichungsrechnung. 1886. 2 ℳ.
R. LEUCKART, Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues u. der Lebensgeschichte der Nematoden. Mit 3 Taf. 1887. 7 ℳ.
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. 1. Abhdlg. Mit 11 Holzschn. 1887. 3 ℳ 20 ₰.

VIERZEHNTER BAND. (XXIV. Bd.) Mit 54 Taf. u. 1 geolog. Karte. hoch 4. 1888. brosch. Preis 42 ℳ.

J. WISLICENUS, Über die räumliche Anordnung der Atome in organischen Molekülen und ihre Bestimmung in geometrisch-isomeren ungesättigten Verbindungen. Mit 186 Fig. 2. Abdruck. 1889. 4 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Untersuchungen über die Gelenke des menschlichen Armes. 1. Th.: Das Ellenbogengelenk von O. Fischer. 2. Th.: Das Handgelenk von W. Braune und O. Fischer. Mit 12 Holzschn. u. 15 Taf. 1887 5 ℳ.
J. P. MALL, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Mit 6 Taf. 1887. 5 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Das Gesetz der Bewegungen in den Gelenken an der Basis der mittleren Finger und im Handgelenk des Menschen. Mit 2 Holzschn. 1887. 1 ℳ.
O. DRASCH, Untersuch. über die papillae foliatae et circumvallatae d. Kaninchens u. Feldhasen. Mit 8 Taf. 1887. 4 ℳ.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 18. Abhandlung: Fortsetzung der Versuche über das elektrische Verhalten der Quarz- und der Boracitkrystalle. Mit 3 Taf. 1887. 2 ℳ.
W. HIS, Zur Gesch. des Gehirns, sowie der centralen u. peripher. Nervenbahnen Mit 3 Taf. u. 27 Holzschn. 1888 3 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Antheil, den die einzelnen Gelenke des Schultergürtels an der Beweglichkeit des menschlichen Humerus haben. Mit 3 Taf. 1888. 1 ℳ 60 ₰.
G. HEINRICIUS und H. KRONECKER, Beiträge zur Kenntniss des Einflusses der Respirationsbewegungen auf den Blutlauf im Aortensysteme Mit 5 Taf. 1888. 1 ℳ 80 ₰.
J. WALTHER, Die Korallenriffe d. Sinaihalbinsel. Mit 1 geolog. Karte, 7 lithogr. Taf., 1 Lichtdrucktaf. u. 34 Zinkotyp. 1888. 6 ℳ.
W. SPALTEHOLZ, Die Vertheilung der Blutgefässe im Muskel. Mit 3 Taf. 1888. 1 ℳ 80 ₰.
S. LIE, Zur Theorie der Berührungstransformationen 1888. 1 ℳ.
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. Zweite Abhandlung. Mit 19 Holzschn. 1888 6 ℳ.

FÜNFZEHNTER BAND. (XXVI. Bd.) Mit 42 Tafeln. hoch 4. 1890. brosch. Preis 35 ℳ.

B. PETER, Monographie der Sternhaufen G. C. 4460 und G. C. 4440, sowie einer Sterngruppe bei v. Piscium. Mit 2 Taf. und 2 Holzschn. 1889. 4 ℳ.
W. OSTWALD, Über die Affinitätsgrössen organ. Säuren u. ihre Bezieh. zur Zusammensetz. u. Constitution ders. 1889. 5 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die Rotationsmomente der Beugemuskeln am Ellbogengelenk des Menschen. Mit 5 Taf. und 6 Holzschn. 1889. 3 ℳ.
W. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Mit 4 Taf. 1889. 3 ℳ.
W. PFEFFER, Beitrage zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889. 5 ℳ.
A. SCHENK, Über Medullosa Cotta und Tubicaulis Cotta. Mit 3 Taf. 1889. 2 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen Mit 17 Taf. und 18 Fig. 1889 8 ℳ.
W. HIS, Die Formentwickl. des menschl. Vorderhirns vom Ende des 1. bis z. Beginn des 3. Monats. Mit 1 Taf. 1889. 2 ℳ 80 ₰.
J. GAULE, Zahl und Vertheilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Mit 10 Taf. 1889. 3 ℳ.

SECHZEHNTER BAND. (XXVII. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 21 ℳ.

P. STABKE, Arbeitsleistung u. Wärmeentwickelung bei der verzögerten Muskelzuckung. Mit 9 Taf. u. 3 Holzsch. 1890. 6 ℳ.
W. PFEFFER, I. Über Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper — II. Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen nebst Bemerk. über d. Aggregatzustand d. Protoplasmas u. über osmotische Vorgänge. Mit 2 Taf. und 1 Holzschn. 1890. 7 ℳ.
J. WALTHER, Die Denudation in der Wüste und ihre geologische Bedeutung Untersuchungen über die Bildung der Sedimente in den ägyptischen Wüsten. Mit 8 Taf. und 99 Zinkätzungen. 1891. 8 ℳ.

SIEBZEHNTER BAND. (XXIX. Bd.) Mit 43 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 33 ℳ.

W. HIS, Die Entw. d. menschl. Rautenhirns v. Ende d. 1. b. z. Beginn d. 3. Monats. I. Verläng. Mark. M. 4 Taf. u. 18 Holzsch. 1891. 4 ℳ.
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Die Beweg. d. Kniegelenks, u. e. neu. Meth. am leb. Mensch. gemess. Mit 19 Taf. u. 6 Fig. 1891. 5 ℳ.
R. HAHN, Mikrometr. Vermess. d. Sternhaufens Σ762, ausgef. am zwölffüss. Äquatoreal d. Leipz. Sternwarte. M. 1 Taf. 1891. 6 ℳ.
F. MALL, Das reticulirte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Mit 11 Taf. 1891. 5 ℳ.
L. KREHL, Beiträge zur Kenntniss der Füllung und Entleerung des Herzens. Mit 7 Taf. 1891. 5 ℳ.
J. HARTMANN, Die Vergrösserung des Erdschattens bei Mondfinsternissen. Mit 1 lithogr. Taf. u. 3 Textfig. 1891. 8 ℳ.

Digitized by Google

ABHANDLUNGEN

DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN ZU LEIPZIG.

MATHEMATISCH-PHYSISCHE CLASSE.

ERSTER BAND. (I. Bd.*) Mit 3 Tafeln. hoch 4. 1852. brosch. Preis 18 ℳ 60 ₰.

A. F. MÖBIUS, Ueber die Grundformen der Linien der dritten Ordnung. Mit 1 Taf. 1849. 2 ℳ 40 ₰
P. A. HANSEN, Auflösung eines beliebigen Systems von linearischen Gleichungen. — Ueber die Entwickelung der Grösse $(1-2\alpha H+\alpha^2)^{-\frac{1}{2}}$ nach den Potenzen von α. 1849. 1 ℳ 20 ₰.
A. SEEBECK, Ueber die Querschwingungen elastischer Stäbe. 1849. 1 ℳ
C. F. NAUMANN, Ueber die cyclocentrische Conchospirale u. über das Windungsgesetz v. Planorbis Corneus. 1849. 1 ℳ
W. WEBER Elektrodynamische Maassbestimmungen (Widerstandsmessungen). 2. Abdruck. 1863. 3 ℳ
F. REICH, Neue Versuche mit der Drehwaage. 1852. 2 ℳ
M. W. DROBISCH, Zusätze zum Florentiner Problem. Mit 1 Taf. 1852. 1 ℳ 60 ₰
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen (Diamagnetismus). Mit 1 Taf. 2. Abdruck. 1867. 2 ℳ

ZWEITER BAND. (IV. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1855. brosch. Preis 20 ℳ.

M. W. DROBISCH, Ueber musikalische Tonbestimmung und Temperatur. Mit 1 Taf. 1852. 3 ℳ
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. I. Mit 18 Taf. 1852. 4 ℳ
P. A. HANSEN, Entwickelung des Products einer Potenz des Radius Vectors mit dem Sinus oder Cosinus eines Vielfachen der wahren Anomalie in Reihen, die nach den Sinussen oder Cosinussen der Vielfachen der wahren, excentrischen oder mittleren Anomalie fortschreiten. 1853. 3 ℳ
—— Entwickelung der negativen und ungraden Potenzen der Quadratwurzel der Function $r^2+r'^2-2rr'$ (cos U cos U' + sin U sin U' cos J). 1854. 3 ℳ
O. SCHLÖMILCH, Ueber die Bestimmung der Massen und der Trägheitsmomente symmetrischer Rotationskörper von ungleichförmiger Dichtigkeit. 1854. 80 ₰.
—— Ueber einige allgemeine Reihenentwickelungen und deren Anwendung auf die ellipt. Functionen. 1854. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Die Theorie des Aequatoreals. 1855. 2 ℳ 40 ₰.
C. F. NAUMANN, Ueber die Rationalität der Tangenten-Verhältnisse tautozonaler Krystallflächen. 1855. 1 ℳ
A. F. MÖBIUS, Die Theorie der Kreisverwandtschaft in rein geometrischer Darstellung. 1855. 2 ℳ

DRITTER BAND. (V. Bd.) Mit 15 Tafeln. hoch 4. 1857. brosch. Preis 19 ℳ 20 ₰.

M. W. DROBISCH, Nachträge zur Theorie der musikalischen Tonverhältnisse. 1855. 1 ℳ 20 ₰.
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Methode z. Berechn. d. absol Störung. d. klein. Planeten. 1. Abhdlg. 1856. 5 ℳ
R. KOHLRAUSCH und W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere Zurückführung der Stromintensitäts-Messungen auf mechanisches Maass. 2. Abdruck. 1869. 1 ℳ 60 ₰.
H. D'ARREST, Resultate aus Beobachtungen der Nebelflecken und Sternhaufen. Erste Reihe. 1856. 2 ℳ 40 ₰.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 1. Abhdlg.: Ueb. d. Mess. d. atmosph. Elektricität nach absol. Maasse. M. 2 Taf. 1856. 6 ℳ
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. II. Mit 13 Taf. 1857. 4 ℳ

VIERTER BAND. (VI. Bd.) Mit 29 Tafeln. hoch 4. 1859. brosch. Preis 22 ℳ 50 ₰.

P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Methode z. Berechn. d. absol. Störungen d. klein. Planeten. 2. Abhdlg. 1857. 4 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuchungen. 2. Abhdlg.: Ueber die thermo-elektr. Eigensch. des Boracites. 1857. 2 ℳ 40 ₰.
—— Elektr. Untersuch. 3 Abhdl.: Ueber Elektricitätserregung zwischen Metallen und erhitzten Salzen. 1858. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Theorie der Sonnenfinsternisse und verwandten Erscheinungen. Mit 2 Taf. 1858. 6 ℳ
G. T. FECHNER, Ueber ein wicht. psychophys. Grundgesetz u. dessen Beziehung zur Schätzung der Sterngrössen. 1858. 2 ℳ
W. HOFMEISTER, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellentheilung wachsendem Endosperm. Mit 27 Taf. 1859. 8 ℳ

FÜNFTER BAND. (VII. Bd.) Mit 30 Tafeln. hoch 4. 1861. brosch. Preis 24 ℳ.

W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 4 Abhdlg.: Ueber das Verhalten d. Weingeistflamme in elektr. Beziehung. 1859. 2 ℳ
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Meth. z. Berechn d. absol. Störung. d. klein. Planeten. 3. Abhdlg. 1859. 7 ℳ 20 ₰.
G. T. FECHNER, Ueber einige Verhältnisse des binocularen Sehens. 1860. 5 ℳ 60 ₰.
G. METTENIUS, 2 Abhdlgen.: I. Beitr. z. Anatomie d. Cycadeen. Mit 5 Taf. II. Ueber Seitenknospen bei Farnen. 1860. 3 ℳ
W. HOFMEISTER, Neue Beitr. z. Kenntn. d Embryobildung d. Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Mit 25 Taf. 1861 8 ℳ

SECHSTER BAND (IX. Bd.) Mit 10 Tafeln. hoch 4. 1864. brosch. Preis 19 ℳ 20 ₰.

W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 5. Abhdl.: Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 1. Theil. 1861. 1 ℳ 60 ₰.
—— Messungen über die Absorption der chemischen Strahlen des Sonnenlichtes. 1862. 1 ℳ 20 ₰.
P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn. d. in d. Mondtafeln angewandten Störungen. 1. Abhdl. 1862. 9 ℳ
G. METTENIUS, Ueber den Bau von Angiopteris. Mit 10 Taf. 1863. 4 ℳ 40 ₰.
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere über elektrische Schwingungen. 1864. 3 ℳ

SIEBENTER BAND. (XI. Bd.) Mit 5 Tafeln. hoch 4. 1865. brosch. Preis 17 ℳ.

P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn. d. in d. Mondtafeln angewandten Störungen. 2. Abhdl. 1864. 9 ℳ
G. METTENIUS, Ueber die Hymenophyllaceae. Mit 5 Taf. 1864. 3 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Relationen einestheils zw. Summen u. Differenzen u. anderntheils zw Integralen u. Differentialen. 1865. 2 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 6. Abhdl.: Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 2. Theil. 1865. 2 ℳ 80 ₰.

ACHTER BAND. (XIII. Bd.) Mit 3 Tafeln. hoch 4. 1869. brosch. Preis 24 ℳ.

P. A. HANSEN, Geodätische Untersuchungen. 1865. 5 ℳ 60 ₰.
—— Bestimmung des Längenunterschiedes zwischen den Sternwarten zu Gotha und Leipzig, unter seiner Mitwirkung ausgeführt von Dr. Auwers und Prof. Bruhns im April des Jahres 1865. Mit 1 Figurentafel. 1866. 2 ℳ 80 ₰.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 7. Abhdl.: Ueber die thermoelektr Eigensch. d. Bergkrystalles. M. 2 Taf. 1866. 2 ℳ 40 ₰.
P. A. HANSEN, Tafeln der Egeria mit Zugrundelegung der in den Abhandlungen der K. S. Ges. d. Wiss. in Leipzig veröffentlichten Störungen dieses Planeten berechnet und mit einleitenden Aufsätzen versehen. 1867. 6 ℳ 80 ₰.
—— Von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1867. 6 ℳ

NEUNTER BAND. (XIV. Bd.) Mit 6 Tafeln. hoch 4. 1871. brosch. Preis 18 ℳ.

P. A. HANSEN, Fortgesetzte geodätische Untersuchungen, bestehend in zehn Supplementen zur Abhandlung von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1868. 5 ℳ 40 ₰.
—— Entwickelung eines neuen veränderten Verfahrens zur Ausgleichung eines Dreiecksnetzes mit besonderer Betrachtung des Falles, in welchem gewisse Winkel vorausbestimmte Werthe bekommen sollen. 1869. 3 ℳ
—— Supplem. z. d. geodät. Untersuch. benannten Abhdlg., die Reduction d. Winkel eines sphäroid. Dreiecks betr. 1869. 2 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 8. Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. des Topases. Mit 4 Taf 1870 2 ℳ 40 ₰.
P. A. HANSEN, Bestimmung der Sonnenparallaxe durch Venusvorübergänge vor der Sonnenscheibe mit besonderer Berücksichtigung des im Jahre 1874 eintreffenden Vorüberganges. Mit 2 Planigloben. 1870. 3 ℳ
G. T. FECHNER, Zur experimentalen Aesthetik. 1. Theil. 1871. 2 ℳ

*) Die eingeklammerten römischen Ziffern geben die Zahl des Bandes in der Reihenfolge der Abhandlungen beider Classen an.

Digitized by Google

DER

GANG DES MENSCHEN.

III. THEIL:

BETRACHTUNGEN ÜBER DIE WEITEREN ZIELE DER UNTERSUCHUNG UND ÜBERBLICK ÜBER DIE BEWEGUNGEN DER UNTEREN EXTREMITÄTEN.

VON

OTTO FISCHER,

AUSSERORDENTLICHEM MITGLIEDE DER KÖNIGLICH SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN.

Des XXVI. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften

N° III.

MIT 7 TAFELN UND 3 TEXTFIGUREN.

LEIPZIG

BEI B. G. TEUBNER

1900.

Digitized by Google

Vorgetragen für die Abhandlungen am 28. April 1900.
Das Manuscript eingeliefert am 23. April 1900.
Den letzten Bogen druckfertig erklärt am 13. Juni 1900.

Digitized by Google

DER

GANG DES MENSCHEN.

III. THEIL:

BETRACHTUNGEN ÜBER DIE WEITEREN ZIELE DER UNTERSUCHUNG UND ÜBERBLICK ÜBER DIE BEWEGUNGEN DER UNTEREN EXTREMITÄTEN

VON

OTTO FISCHER,

AUSSERORDENTLICHEM MITGLIEDE DER KÖNIGLICH SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN.

Inhaltsverzeichniss.

Betrachtungen über den weiteren Gang und die Endziele der Untersuchung 87
Das Verhalten der Beine im Allgemeinen 116
Kritik der Beschreibung der Beinbewegungen, welche die Brüder Weber in ihrer Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge gegeben haben 138
Ableitung der Winkelcoordinaten für die Abschnitte der unteren Extremitäten 145
Ableitung der Winkel des Kniegelenks und I. Fussgelenks 164
Rückblick 168

Digitized by Google

Betrachtungen über den weiteren Gang und die Endziele der Untersuchung.

In dem vorangehenden II. Theil der Untersuchung über den Gang des Menschen[1]) ist die Bewegung des Gesammtschwerpunktes des menschlichen Körpers beim Gehen festgestellt und analysirt worden. Abgesehen davon, dass hierdurch ein klarer Einblick in die Bewegung des Körpers als Ganzes gewonnen worden ist, haben sich auf Grund dieser Kenntniss die äusseren Kräfte bestimmen lassen, welche in den einzelnen Phasen des Bewegungsvorganges auf den ganzen menschlichen Körper einwirken. Diese äusseren Kräfte sind theils unserem Willen nicht unterworfen, wie die Schwere, theils sind es solche, die wir innerhalb gewisser Grenzen willkürlich in ihrer Grösse verändern können. Zu der letzten Art gehören vor allen Dingen der Gegendruck und der Reibungswiderstand des Bodens. Der Luftwiderstand kann genau genommen zu beiden Arten gerechnet werden; denn wir haben zwar keinen Einfluss auf die Luftströmungen ausser uns, sind aber andererseits im Stande, die Geschwindigkeit der Fortbewegung, welche in erster Linie für die Grösse des Luftwiderstandes bestimmend ist, in weiten Grenzen unserem Körper aufzuzwingen.

Die Möglichkeit, Gegendruck und Reibungswiderstand des Bodens nach unserem Willen zu gestalten, ist dadurch gegeben, dass dieselben von dem Druck abhängen, den wir in den einzelnen Phasen des Bewegungsvorganges gegen den Boden ausüben. Wie schon früher auseinandergesetzt wurde, ist der Gegendruck der zur Bodenfläche normalen, und der Reibungswiderstand, oder kurz die Reibungskraft, der in die Bodenfläche hineinfallenden Componente des Druckes entgegengesetzt gleich. Dieser Druck wird nun aber bedingt durch den Bewegungszustand des Körpers, welcher

1) Abhandlungen der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathem.-phys. Classe, Band XXV No. I.

in letzter Linie eine Function der Spannungsänderungen unserer Muskeln ist.

Die Spannungen der betheiligten Muskeln brauchen nicht nothwendig active, durch Innervation hervorgerufene, zu sein, da ja jeder über seine natürliche Länge ausgedehnte Muskel immer einen gewissen Grad von rein elastischer Spannung besitzt, der um so grösser ist, je mehr sich der Muskel dem Zustand maximaler Verlängerung nähert. Wenn man nun auch vom physiologischen Standpunkte aus wohl zu unterscheiden hat, ob die Spannungsänderung eines Muskels eine Folge der Innervation ist, oder ob sie von der passiven Verlängerung oder Verkürzung des Muskels herrührt, so ist der Einfluss auf den Bewegungszustand des Körpers unter sonst gleichen Umständen doch in beiden Fällen genau derselbe. Jede Spannungsänderung eines Muskels wirkt, ebenso wie auch die Aenderung der Spannung eines Gelenkbandes, wie ein Paar entgegengesetzt gleicher, an verschiedenen Abschnitten des Körpers angreifender Kräfte. Dieselben stellen für den gesammten Körper ein Paar innerer Kräfte dar und sind daher nicht im Stande, unmittelbar die Bewegung des Gesammtschwerpunktes zu beeinflussen; sie vermögen dies beim Gehen erst durch Vermittelung des Fussbodens, indem sie eben eine Aenderung des Druckes hervorbringen, welchen wir mit unseren Füssen gegen den Boden ausüben.

Die Druckänderung kommt dadurch zu Stande, dass die beiden entgegengesetzt gleichen Muskelkräfte für die zwischen ihren Insertionsstellen liegenden Körpertheile äussere Kräfte darstellen und dieselben daher im Allgemeinen in Bewegung setzen. Sie suchen insbesondere jeden der beiden Körpertheile, an denen sie angreifen, zu drehen, indem sie mit Kräftepaaren (im POINSOT'schen Sinne) auf ihn einwirken, deren eine Kraft die direct an ihm angreifende ist, während die andere, der ersten entgegengesetzt gleiche, an dem Mittelpunkt desjenigen Gelenkes ihren Angriffspunkt nimmt, welches den betreffenden Körpertheil mit dem den anderen Insertionspunkt des Muskels tragenden unmittelbar oder mittelbar verbindet. Es übt nämlich die nicht an dem Körpertheil selbst angreifende Kraft einen Druck auf den Mittelpunkt des Verbindungsgelenkes aus, welcher gerade so gross ist, als ob die Kraft in gleicher Stärke und Richtung direct an ihm angriffe.

Dabei ist wohl im Auge zu behalten, dass die Angriffspunkte

Digitized by Google

der beiden Muskelkräfte nur dann mit den Insertionspunkten, bezüglich gewissen mittleren Punkten der Insertionsflächen des Muskels identisch sind, wenn der Muskel sich frei zwischen seinen Insertionsstellen auszuspannen vermag, und nicht, wie es meistens der Fall ist, durch Knochenvorsprünge, Bandschlingen, Sehnenscheiden u. s. w. aus seinem geradlinigen Verlauf abgelenkt wird. Im letzteren Falle hat man dann stets diejenigen Stellen der Knochenvorsprünge u. s. w. als Angriffspunkte der beiden Muskelkräfte aufzufassen, zwischen denen der Muskel sich thatsächlich ungehindert von dem einen der beiden Körpertheile zu dem anderen ausspannt. Es ist dabei ganz gleichgültig, ob dieses Stück des Muskels gross oder klein ist, ob auf demselben alle Muskelfasern anzutreffen sind oder nicht. Selbst, wenn die Strecke gar keine Muskelfasern enthält, sondern nur einen Theil der Endsehne des Muskels darstellt, wie es bei den meisten über das Handgelenk und das Fussgelenk und den über die Finger- und Zehengelenke hinwegziehenden Muskeln beispielsweise der Fall ist, werden sowohl die Angriffspunkte als auch die Richtungen der beiden Muskelkräfte ausschliesslich durch das sich zwischen den beiden Körpertheilen ungehindert ausspannende Stück des Sehnenstranges bestimmt. In diesen Fällen ist gewissermaassen die Kraftmaschine von der Stelle entfernt, an welcher die Arbeit verrichtet wird, und die Kraft durch Transmission dahin übertragen, wie es so vielfach im Maschinenbetriebe vorkommt.

Handelt es sich um einen mehrgelenkigen Muskel, so üben die beiden Muskelkräfte auch im Allgemeinen ein Drehungsmoment auf die Körperteile aus, an denen der Muskel zwar nicht direct inserirt, welche aber doch zwischen den beiden Insertionsstellen im Körper eingeschaltet sind. Das wirksame Kräftepaar kommt in diesen Fällen dadurch zu Stande, dass jede der beiden entgegengesetzt gleichen Muskelkräfte auf den innerhalb des Körpers ihrem Angriffspunkte zunächst liegenden Gelenkmittelpunkt des betreffenden Körpertheils gerade so einwirkt, als ob sie in gleicher Richtung und Stärke an diesem Punkte direct angriffe. Ist der Muskel mehrfach durch anatomische Einrichtungen von dem geraden Verlaufe zwischen seinen Insertionsstellen abgelenkt, wie es zum Beispiel bei den langen Fingerbeugern und Fingerstreckern der Fall ist, so wird er sich gewöhnlich über die verschiedenen Gelenke mit verschiedener Richtung ausspannen. Dann wirkt er

Digitized by Google

gerade so wie eine Kette von aneinander gereihten Muskeln, welche zwar verschiedene Richtungen des resultirenden Muskelzuges, aber genau gleiche Spannung besitzen.

Man hat also das Resultat, dass die Muskeln infolge ihrer activ oder passiv erzeugten Spannung im Allgemeinen alle zwischen ihren Insertionsstellen liegenden Körpertheile durch Kräftepaare in Drehung zu versetzen streben.

Es lässt sich nun auch für die äusseren Kräfte, also für die Schwere und die als äussere Kräfte aufzufassenden Reactionskräfte, wie Gegendruck des Bodens und Reibungskraft, nachweisen, dass sie in allen Fällen, in denen sie einen Körpertheil zu drehen suchen, sich in irgend einer Weise zu Kräftepaaren im POINSOT'schen Sinne vereinigen, mit welchen sie auf denselben einwirken, was später noch ausführlich an bestimmten Beispielen erläutert werden soll.

Unter dem Einfluss der Kräftepaare, mit denen die inneren und äusseren Kräfte des menschlichen Körpers auf die einzelnen Körpertheile einwirken, werden sich nun die letzteren im Allgemeinen in Drehung setzen. Nur wenn alle an je einem Körpertheil angreifenden Kräftepaare sich das Gleichgewicht halten, tritt keine Drehung irgend eines Körpertheils ein. Es befindet sich dann aber der ganze Körper überhaupt in Ruhe, wenn er nur an irgend einer Stelle mit dem Fussboden oder sonst einem festen Hinderniss in Berührung ist und nicht gerade, wie beim Sprung, zeitweilig frei in der Luft schwebt. Denn wenn die Glieder keine Drehung ausführen können, so bleibt dem ganzen Körper nur noch die Möglichkeit einer translatorischen Bewegung in toto, bei der alle Punkte gleiche Bewegungsrichtung und Geschwindigkeit besitzen; diese ist aber unmöglich, sobald auch nur ein Punkt des Körpers, z. B. irgend eine Stelle des Fusses, mit dem Boden in Berührung ist und infolgedessen nicht an der Bewegung theilnehmen kann.

Nimmt man nun an, dass von einer Ruhehaltung des Körpers aus ein bestimmter Muskel durch veränderte Innervation seine Spannung vergrössert, so wachsen infolgedessen die Momente aller Kräftepaare, mit denen derselbe auf die zwischen seinen Insertionspunkten befindlichen Körpertheile wirkt oder, mit anderen Worten, es kommen zu den schon vorhandenen Kräftepaaren noch neue hinzu, welche der Spannungsänderung des Muskels entsprechen.

Digitized by Google

Es kann dann nicht mehr Gleichgewicht zwischen den diese Körpertheile beeinflussenden Kräftepaaren bestehen, und es tritt Bewegung ein.

Die Art und der gesetzmässige Verlauf dieser Bewegung werden jedoch nicht allein von den Momenten der neu hinzutretenden Kräftepaare bestimmt, sondern sie hängen auch z. B. von der Grösse und Vertheilung der Masse innerhalb der Körpertheile, also von der Lage ihrer Schwerpunkte und der Grösse ihrer Trägheitsmomente ab; sie werden aber vor allen Dingen von der Lage eines jeden Körpertheils innerhalb des Gesammtkörpers und insbesondere von der Art der Gelenkverbindung mit den übrigen Abschnitten des Körpers beeinflusst. Endlich wird die Bewegung auch dadurch modificirt, dass als Folge der Gelenkbewegung andere Muskeln in ihrer Lage zu den Gelenken etwas geändert, dass sie gleichzeitig passiv gedehnt oder verkürzt und dadurch in ihrer elastischen Spannung beeinflusst werden, und dass neben der Aenderung der Stellung der einzelnen Körpertheile im Raume im Allgemeinen eine Aenderung der von den äusseren Kräften verursachten Kräftepaare einhergeht.

Wie dem auch sei, jedenfalls wird in der Regel die Bewegung sich nicht auf die Körpertheile beschränken können, welche zwischen den Insertionsstellen des vermehrt innervirten Muskels liegen, und welche primär eine Aenderung ihrer Kräftepaare erfahren, sondern es werden auch die übrigen Abschnitte des menschlichen Körpers in die Bewegung hineingezogen. Dieser Satz gilt ganz allgemein und ganz unabhängig davon, ob die Contraction des Muskels merkliche Aenderung in den Kräftepaaren der übrigen Muskeln und der äusseren Kräfte nach sich zieht oder nicht. Es handelt sich dabei nicht, wie man vielleicht denken könnte, bloss um Parallelverschiebung der benachbarten Körpertheile, sondern im Allgemeinen auch um Drehung derselben. Es übt nämlich ein Körpertheil bei seiner Bewegung mit jedem Ende, an welchem ein anderer Körpertheil eingelenkt ist, auf den letzteren einen Druck aus, sobald das betreffende Gelenkende an der Bewegung Theil nimmt. Dieser Druck wirkt aber auf den benachbarten Körperabschnitt genau so wie eine äussere Kraft, welche gewöhnlich den Körper auch in Drehung zu versetzen sucht.

Man sieht also, dass ein Muskel durchaus nicht nur auf die Körpertheile und Gelenke einwirkt, über welche er hinwegzieht,

Digitized by Google

sondern dass er bei seiner Contraction im Allgemeinen auch solche in Bewegung setzt, welche scheinbar ganz ausserhalb seines Wirkungsbereiches liegen, eine Thatsache, die ich schon früher[1]) abgeleitet, begründet und an speciellen Beispielen erläutert habe.

Werden mehrere Muskeln gleichzeitig aus einer Ruhehaltung des Körpers willkürlich in ihrer Spannung geändert, oder sind allgemein beliebig viele Muskeln in der Weise innervirt, dass sich die Kräftepaare, mit denen die sämmtlichen inneren, activen und passiven, und die äusseren Kräfte auf jeden einzelnen Körpertheil einwirken, nicht gerade das Gleichgewicht halten, so ist die Drehung der einzelnen Körpertheile genau so, als ob auf jeden nur ein einziges Kräftepaar einwirkte, welches gleich dem resultirenden aller an ihm angreifenden Paare ist.

Nach dem Gesagten ist es leicht verständlich, in welcher Weise wir den Druck unserer Füsse gegen den Boden, und dadurch den Gegendruck und den Reibungswiderstand des letzteren, zu ändern vermögen. Wir brauchen nur durch geeignete Muskelaction unseren Füssen in einer bestimmten Richtung eine Bewegung aufzwingen zu wollen. Diese Bewegung wird, so lange die intendirte Beschleunigung der Füsse eine gewisse Grenze nicht übersteigt, entweder durch den Gegendruck und Reibungswiderstand des Bodens oder durch die Schwere und den Reibungswiderstand des Bodens gehindert, je nachdem die den Füssen mitgetheilte Beschleunigung gegen den Boden hin oder von demselben fort gerichtet ist. Der Effect der Muskelaction wird daher zunächst in einer Aenderung des gegen den Boden ausgeübten Druckes bestehen, welche ihrerseits eine entsprechende Aenderung des Gegendruckes und der Reibungskraft, und demnach eine Bewegung bezüglich Beschleunigungsänderung des Gesammtschwerpunktes zur Folge hat.

Während der Druck, welchen wir beim Gehen in jedem Moment mit unseren Füssen gegen den Boden ausüben, und der gewissermaassen den nach Aussen hin wahrnehmbaren Endeffect unserer Muskelanstrengung für die Locomotion darstellt, durch den im Laufe der Bewegung sich fortwährend ändernden Spannungszustand der Muskeln eindeutig bestimmt ist, lässt sich umgekehrt

1) Vgl. Beiträge zu einer Muskeldynamik. Erste Abhandlung: Ueber die Wirkungsweise eingelenkiger Muskeln. Abhandl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Classe, Bd. XXII No. II.

Digitized by Google

aus der Kenntniss dieses Druckes allein natürlich noch kein Schluss auf die Thätigkeit der verschiedenen Muskeln beim Gehakt ziehen. Denn wir können auf unzählig viele Arten durch Contraction einzelner Muskeln oder durch combinirte Thätigkeit verschiedener Muskelgruppen den gleichen Druck gegen den Fussboden hervorrufen. Man kann der Lösung dieser Aufgabe erst näher treten, wenn man auch über die Bewegungen genau orientirt ist, welche die Muskeln während des Gehens den einzelnen Körperabschnitten ertheilen, d. h. also wenn man sich eine eingehende Kenntniss des ganzen Bewegungsvorganges verschafft hat. Es genügt dabei keineswegs, nur die aufeinanderfolgenden Stellungen des Körpers und die Bewegung des Gesammtschwerpunktes zu kennen, sondern man muss ausserdem genau wissen, welche Winkelgeschwindigkeiten und Winkelbeschleunigungen die einzelnen Körperabschnitte in den successiven Bewegungsphasen besitzen, welche Bewegungen die einzelnen Schwerpunkte ausführen u. s. w.

Zwischen den sämmtlichen das Bewegungsgesetz beim Gehen oder irgend einer anderen Bewegung des menschlichen Körpers charakterisirenden Grössen und den inneren und äusseren auf den Körper einwirkenden Kräften bestehen nun ganz bestimmte Beziehungen, welche in den Differentialgleichungen der Bewegung ihren Ausdruck finden. Diese Bewegungsgleichungen geben im Princip die Möglichkeit, aus dem Verlauf der Bewegung auf die Thätigkeit der Muskeln zu schliessen. Da jedoch die Drehungen der einzelnen Körpertheile nur von den resultirenden Kräftepaaren abhängen, zu denen sich alle an je einem Körpertheil angreifenden Kräftepaare zusammensetzen, so wird man mit Hülfe der Differentialgleichungen der Bewegung zunächst auch nur die Momente der resultirenden Kräftepaare für jeden einzelnen Körpertheil gewinnen können. Hat man dieses Ziel erreicht, so wird es dann Sache der weiteren Untersuchung sein müssen, die resultirenden Kräftepaare in ihre Componenten zu zerlegen, um dadurch die Spannungen der verschiedenen Muskeln und überhaupt die Rolle festzustellen, welche die einzelnen Muskeln beim Gehen spielen. Zu diesem Zwecke muss man sich natürlich erst genau darüber orientiren, mit welchen Drehungsmomenten die äusseren Kräfte und jeder Muskel bei beliebiger Spannung in den verschiedenen Haltungen, die der Körper beim Gehen successive einnimmt, auf die einzelnen Abschnitte des Körpers einwirken.

Digitized by Google

Damit ist in den gröbsten Zügen der Gang der Untersuchung angedeutet. Derselbe ist in Anbetracht der komplicirten mechanischen Verhältnisse, wie sie der in so zahlreiche Theile gegliederte menschliche Körper darbietet, zwar äusserst mühsam; es ist aber nach meiner Ueberzeugung der einzige Weg, der überhaupt zum Ziele führen kann. Ich glaube nicht, dass man ohne Berücksichtigung der Bewegungsgleichungen jemals zu vollkommen einwurfsfreien Resultaten über die Thätigkeit der Muskeln beim Gehen und anderen Bewegungen des menschlichen Körpers gelangen wird. Es liegt mir durchaus fern, den Werth der zahlreichen Versuche, mittelst lokaler Faradisation der Muskeln, oder durch Reizung bestimmter Partien der Grosshirnrinde, oder aber auf dem Wege der Beobachtung von Bewegungsanomalien bei pathologischen Fällen u. s. w. einen Einblick in die Wirkung der einzelnen Muskeln zu gewinnen, zu gering zu schätzen. Derartige Untersuchungen haben, ebenso wie manche theoretische Betrachtungen, in vielfacher Hinsicht Licht auf die Function der Muskeln unter bestimmten Verhältnissen geworfen. Man hat sich jedoch immer zu vergegenwärtigen, dass man in den meisten Fällen nur einen Specialfall herausgegriffen hat, und die an demselben gefundenen Resultate nicht ohne Weiteres auf einen anderen Fall übertragen darf. Denn da, wie weiter oben auseinandergesetzt worden ist, ein Muskel bei seiner Contraction im Allgemeinen nicht nur die Körpertheile in Bewegung setzt, denen er angehört, sondern seine Wirksamkeit weit über diesen engen Bereich hinaus erstreckt, so ist der Effect der Contraction, selbst wenn sie von einer Ruhehaltung des Körpers aus geschieht, wesentlich von der Stellung des Körpers, durch welche ja das mechanische Verhalten der Körpertheile gegenüber angreifenden Kräften mit bedingt wird, abhängig. Man kann daher, um nur ein Beispiel zur Erläuterung des Gesagten anzuführen, die Wirkung des M. gastrocnemius auf keinen Fall in der Weise erschöpfend feststellen, dass man den Muskel faradisirt, während das Bein am Rumpfe hängt. Denn, wenn sich der Muskel contrahirt, während der Fuss auf dem Boden aufsteht, so sieht er sich ganz anderen mechanischen Verhältnissen gegenübergestellt, und die Wirkung wird infolgedessen eine andere sein. Sie wird sich auch in diesem Falle verschieden gestalten, je nachdem der andere Fuss ebenfalls mit dem Boden in Berührung ist oder nicht; sie wird überhaupt genau genommen

Digitized by Google

bei jeder neuen Haltung des Körpers anders ausfallen. Die verschiedenen Fälle, welche bei einer vollständigen Untersuchung über die Function eines Muskels zu unterscheiden wären, sind so zahlreich, dass es unmöglich ist, sie auf empirischem Wege alle zu erledigen. Und doch wäre dies eine conditio sine qua non, wenn man die Resultate derartiger experimenteller Untersuchungen auf ausgedehnte Bewegungen des menschlichen Körpers, bei denen wie beim Gehen, die Gelenkstellungen sich stetig ändern, ausdehnen wollte.

Auch die klinische Beobachtung, die Untersuchung der Bewegungsstörungen infolge von Lähmung oder Atrophie einzelner Muskeln und ganzer Muskelgruppen ist nicht im Stande, vollkommenes Licht auf die Thätigkeit der Muskeln unter normalen Verhältnissen zu werfen. Man kann sich durch dieselbe wohl im Allgemeinen ein Urtheil über die Art der Bewegungen, welche ein Muskel verursacht, bilden, man erfährt aber dabei z. B. nichts von der Spannung, welche der Muskel besitzen muss, um in bestimmter Weise die Bewegung zu beeinflussen.

Selbst, wenn es gelingen sollte, von jeder Haltung des Körpers aus die Wirkung der einzelnen Muskeln empirisch festzustellen, so hätte man damit doch noch keine genügende Grundlage gewonnen für die Erforschung der Muskelthätigkeit bei der Locomotion und vielen anderen Bewegungen des menschlichen Körpers. Denn der Effect der Contraction eines Muskels hängt auch sehr wesentlich von dem jeweiligen Bewegungszustand der einzelnen Körpertheile ab; er ist ein anderer, wenn der Muskel sich während der Bewegung contrahirt, als wenn er dies von einer Ruhehaltung aus thut. Eine jede Bewegung eines Körpertheils hat gewöhnlich auch Bewegungen der übrigen zur Folge, wie schon oben angedeutet worden ist. Es ist unter Umständen möglich, dieselbe Bewegung in einem Gelenk, welche ein Muskel von der Ruhe aus hervorrufen würde, allein dadurch zu erzielen, dass man auf einen entfernteren Körpertheil in bestimmter Weise etwa durch äussere Kräfte bewegend einwirkt. Man würde daher einen groben Fehler begehen, wollte man im letzteren Falle den Schluss ziehen, dass ein bestimmter Muskel die Gelenkbewegung hervorgebracht hat, von dem man weiss, dass ihm bei seiner Contraction von der Ruhe aus diese Wirkung zukommt.

Es ist also unbedingt nothwendig, dass man vor allen Dingen einen klaren Einblick in den ganzen Bewegungsvorgang hat, dass

Digitized by Google

man genau davon unterrichtet ist, wie die einzelnen Abschnitte des menschlichen Körpers sich gegenseitig in ihren Bewegungen beeinflussen, in welcher Weise die Wirkung eines Muskels durch die jeweilige Haltung und die schon vorhandene Bewegung des ganzen Körpers und durch die gleichzeitige Thätigkeit anderer Muskeln oder das Vorhandensein äusserer Kräfte modificirt wird, wenn man hoffen will, in einwurfsfreier Weise die Rolle aufzudecken, welche den einzelnen Muskeln oder auch nur den grösseren Muskelgruppen bei der Erzeugung ausgedehnter Bewegungen des ganzen Körpers zufällt.

Diese Kenntniss kann nur mit Hülfe der Differentialgleichungen der Bewegungen oder, wie man sie auch kurz nennt, der Bewegungsgleichungen vermittelt werden. Denn diese sind eben der vollkommene Ausdruck für die Beziehungen zwischen dem Bewegungszustand des ganzen Körpers, also den successiven Haltungen der einzelnen Glieder, den Geschwindigkeiten und Beschleunigungen, mit denen dieselben durchlaufen werden, dem rein mechanischen Verhalten der einzelnen Abschnitte, so weit dasselbe durch die Lage des Schwerpunktes, die Grössen der Massen und Trägheitsmomente und durch die Gelenkverbindungen charakterisirt wird, und den sämmtlichen auf den Körper einwirkenden äusseren und inneren Kräften. Die Bewegungsgleichungen können natürlich experimentelle Untersuchungen über die Function der Muskeln an anatomischen Präparaten und am Lebenden nicht ersetzen und daher überflüssig machen, sondern bauen sich zum Theil erst aus den Resultaten derselben auf.

Die äusserst complicirten mechanischen Verhältnisse, welche der aus so vielen durch Gelenke mit einander verbundenen Gliedern bestehende menschliche Körper darbietet, bringen es mit sich, dass die Bewegungsgleichungen für das Gehen sehr umfangreich und unübersichtlich werden. Ausserdem wird ihre Anzahl sehr gross, selbst wenn man nur die Gliederung des Körpers in die grösseren Abschnitte in Rücksicht zieht und die nicht ganz streng realisirte Annahme macht, dass diese Abschnitte sich während der Bewegung wie starre Massen verhalten. Ich habe seiner Zeit in meiner Habilitationsschrift[1]) die Methode angegeben, wie

1) Abhandl. der math.-phys. Classe der Königl. Sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. XX Nr. I.

Digitized by Google

man die Bewegungsgleichungen in relativ einfacher Form gewinnen kann, und dieselben unter der Voraussetzung ebener Bewegungen für den Fall abgeleitet, dass der menschliche Körper aus 12 durch Gelenke untereinander verbundenen Abschnitten besteht. Dabei war jede untere Extremität aus drei, jede obere dagegen nur aus zwei starren Gliedern bestehend angenommen, und ausserdem der Kopf nur durch ein Gelenk mit dem Rumpfe in Verbindung gedacht. Diese Zerlegung reicht für die Untersuchung der Locomotionsbewegungen in erster Annäherung aus.

Die Bewegungsgleichungen lassen nun eine für die weitere Untersuchung sehr werthvolle Interpretation zu, die zugleich volles Licht auf die gegenseitige Beeinflussung der Glieder in ihren Bewegungen wirft, und welche es ausserdem ermöglicht, jede einzelne Bewegungsgleichung nicht nur für den Fall ebener Bewegung, sondern auch für den allgemeinen Fall ganz beliebiger Bewegung ohne Mühe hinzuschreiben.

Es möge zunächst der speciellere Fall ebener Bewegung, bei welcher alle Glieder sich einer bestimmten Ebene, etwa der verticalen Gangebene, parallel bewegen, ins Auge gefasst werden. Beim Gehen ist derselbe zwar nicht genau verwirklicht, da der Körper auch seitliche, d. h. zur Gangebene senkrechte Schwankungen ausführen muss, um den Gesammtschwerpunkt immer auf die Seite zu verlegen, welcher der jeweils auf dem Boden allein aufstehende Fuss angehört, es tritt aber doch die Seitenbewegung sehr zurück gegen die Bewegung parallel der Gangebene.

Bei der ebenen Bewegung ist in jedem Moment die Haltung des ganzen Körpers eindeutig bestimmt durch die beiden in die Gangebene fallenden rechtwinkligen Coordinaten irgend eines Punktes des Körpers und so viel Winkelcoordinaten als die Anzahl der Glieder beträgt, in welche der Körper zerlegt gedacht ist. Demnach hätte man im vorliegenden Falle 14 Coordinaten. Als Punkt, welcher bei dieser Coordinatenbestimmung bevorzugt wird, nimmt man zweckmässiger Weise den Gesammtschwerpunkt. Die Stellung eines jeden Gliedes kann ferner durch den Winkel bestimmt werden, welchen die Längsaxe des Gliedes mit der Verticalen bildet. Für die Bestimmung des Bewegungszustandes des Körpers kommen nun im vorliegenden Falle ausser den 14 Coordinaten noch ebensoviel Geschwindigkeiten und Beschleunigungen in Betracht. Man muss nämlich einmal die beiden Ge-

schwindigkeiten kennen, mit denen der Gesammtschwerpunkt sich in den Richtungen der beiden ebenen Coordinatenaxen bewegt, und dann die 12 Winkelgeschwindigkeiten, mit denen die Längsaxen der 12 Glieder ihre Richtung im Raume ändern. Desgleichen müssen die in die Richtung der beiden Coordinatenaxen fallenden Componenten der Beschleunigung des Gesammtschwerpunktes und die 12 Winkelbeschleunigungen der Drehungen der 12 Glieder bekannt sein. Demnach stellen die Bewegungsgleichungen die Beziehungen dar, welche zwischen den 14 Coordinaten, den 14 Geschwindigkeiten und 14 Beschleunigungen einerseits und den äusseren und inneren Kräften andererseits bestehen.

Die Anzahl der Bewegungsgleichungen ist ebenfalls im Allgemeinen 14. Davon enthalten 12 die sämmtlichen Winkelcoordinaten, Winkelgeschwindigkeiten und Winkelbeschleunigungen und ausserdem eine jede die sämmtlichen auf ein Glied einwirkenden Kräftepaare. Die noch fehlenden 2 Bewegungsgleichungen enthalten nur je eine der beiden Beschleunigungscomponenten des Gesammtschwerpunktes und die in die Richtung derselben fallende Componentensumme der äusseren Kräfte. Behält bei der Bewegung für einige Zeit ein Punkt des Körpers seinen Ort im Raume bei, wie es beispielsweise in der Periode der Fall ist, während welcher der vorn aufgesetzte Fuss sich um einen Punkt der Hacke dreht, so lässt sich die Bewegung des Gesammtschwerpunktes schon aus den Drehbewegungen der 12 Glieder ableiten; es sind dann die beiden Differentialgleichungen der Bewegung des Gesammtschwerpunktes im Grunde nur eine Folge der 12 anderen Bewegungsgleichungen, so dass sie als selbständige Gleichungen in Wegfall kommen. Ist ein ganzes Glied für einige Zeit im Raume festgestellt, wie es z. B. für den aufgesetzten Fuss der Fall ist, während er mit der ganzen Sohle mit dem Boden in Berührung ist, so verringert sich die Anzahl der Differentialgleichungen noch um eine, so dass man nur noch 11 nöthig hat, um den Bewegungszustand des Körpers in seiner Abhängigkeit von den Kräften erschöpfend darzustellen.

Die beiden Differentialgleichungen der Bewegung des Gesammtschwerpunktes sind so einfach und leicht zu interpretiren, dass sie eine weitere Discussion überflüssig machen. Sie sind der rechnerische Ausdruck für die bekannte Thatsache, dass der Gesammtschwerpunkt eines Körpers oder eines Systems beliebig vieler

Digitized by Google

Körper sich stets so bewegt, als ob die Masse des ganzen Systems in ihm vereinigt wäre, und alle äusseren Kräfte in der ihnen eigenthümlichen Richtung und Stärke direct an ihm angriffen. Dieser Satz, der ganz allgemein auch für jede beliebige räumliche Bewegung des Gesammtschwerpunktes gilt, ist schon im II. Theil der Arbeit über den Gang des Menschen dazu verwendet worden, aus den Beschleunigungen des Schwerpunktes die Grösse von Gegendruck und Reibungswiderstand des Bodens abzuleiten.

Die 12 anderen Differentialgleichungen erscheinen auf den ersten Anblick viel unübersichtlicher, und ihre Bedeutung liegt durchaus nicht so klar zu Tage. Sie sind vor allen Dingen deshalb so schwer zu durchschauen, weil eine jede derselben sich mit der Bewegung der sämmtlichen 12 Glieder des Körpers beschäftigt. Immerhin lässt sich leicht die Thatsache constatiren, dass bei jeder Differentialgleichung die Bewegung eines bestimmten Gliedes in den Vordergrund gerückt ist, insofern in ihr nur die Trägheitsmomente dieses einen Gliedes und allein die auf dasselbe einwirkenden Kräftepaare auftreten. Die genauere Untersuchung der verschiedenen in der Gleichung vorkommenden Ausdrücke, auf welche hier nicht weiter eingegangen werden soll, um den Umfang dieser einleitenden Betrachtungen nicht zu sehr zu vergrössern, zeigt nun weiter, dass jede der 12 Differentialgleichungen im Grunde als die Bewegungsgleichung für einen einzigen Körpertheil aufgefasst werden kann. Die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen aller übrigen Körpertheile treten nur insofern in der Bewegungsgleichung auf, als sie zu Druck- und Zugwirkungen auf den betreffenden Körpertheil Veranlassung geben und dadurch dessen Bewegung modificiren.

Die Wirkung der Bewegung der übrigen Glieder auf das eine ist auf's Engste verbunden mit der Bewegung der Schwerpunkte aller Systeme von Körpertheilen, welche mit dem einen durch Gelenke direct verbunden sind. Ein jedes Glied wirkt nämlich durch seine Bewegung nur insoweit auf ein anderes ein, als es die Bewegung des Schwerpunktes von demjenigen mit dem letzteren Gliede direct durch ein Gelenk verbundenen Theilsystem des ganzen Körpers beeinflusst, welchem es selbst angehört. So wirkt beispielsweise der linke Unterschenkel bei seiner Bewegung nur insofern auf den Rumpf ein, als er die Bewegung des Schwerpunktes des ganzen linken

Digitized by Google

Beins beeinflusst, und die Bewegung des Kopfes kann nur insoweit einen Einfluss auf die Drehung des rechten Oberschenkels ausüben, als durch dieselbe die Bewegung des Schwerpunktes vom System: Rumpf + Kopf + beide Arme + linkes Bein beeinträchtigt wird.

Der Schwerpunkt eines solchen Theilsystems unterliegt naturgemäss denselben Bewegungsgesetzen wie der Schwerpunkt des ganzen Körpers. Er wird sich gerade so bewegen, als ob die sämmtlichen an dem Theilsystem angreifenden äusseren Kräfte direct an ihm angriffen, und gleichzeitig in ihm die Massen sämmtlicher Abschnitte des Theilsystems concentrirt wären. Als äussere Kräfte sind dabei zunächst wieder aufzufassen die Schwere, der Luftwiderstand und für den Fall, dass entweder der eine auf dem Boden aufgesetzte Fuss oder auch beide mit dem Boden in Berührung stehenden Füsse dem Theilsystem angehören, der Gegendruck und Reibungswiderstand des Bodens. Zu diesen Kräften kommen nun aber noch andere hinzu, welche ebenfalls für das Theilsystem als äussere Kräfte aufzufassen sind. Einmal wird ein jeder Muskel, von dem ein und nur ein Insertionspunkt dem Theilsystem angehört, infolge seiner Spannung mit der in diesem Insertionspunkte angreifenden Kraft wie eine äussere Kraft auf das Theilsystem einwirken. Ferner wird an dem Mittelpunkte jedes Gelenkes, durch welches das Theilsystem mit anderen Körpertheilen in Verbindung steht, im Allgemeinen ein Druck (oder Zug) auf dasselbe ausgeübt, welcher ebenfalls im Sinne einer äusseren Kraft wirkt. Diese Druckkraft muss in jedem Augenblick nach Grösse und Richtung so beschaffen sein, dass sie im Verein mit den sämmtlichen anderen äusseren Kräften dem Schwerpunkt des Theilsystems gerade die Beschleunigung ertheilt, die er in dem betreffenden Moment aufweist.

Nach dem Satze der Gleichheit von Action und Reaction wird aber nun auch rückwärts von Seiten des Theilsystems an jedem Verbindungsgelenk auf das benachbarte Glied ein entgegengesetzt gleicher Druck ausgeübt werden. Dieser Druck, mit welchem ein mit einem Glied des menschlichen Körpers in Gelenkverbindung stehendes Theilsystem infolge der Bewegung seines Schwerpunktes und der an ihm angreifenden äusseren Kräfte auf das Glied im Mittelpunkt des Verbindungsgelenkes rückwärts einwirkt, stellt den ganzen Einfluss dar, den das Theilsystem auf die Bewegung des betreffenden Gliedes ausübt.

Digitized by Google

Zu dem gleichen Druck nach Grösse und Richtung gelangt man übrigens auch noch auf anderem Wege. Denkt man das Theilsystem vom Körper getrennt, so bleibt im Allgemeinen ein anderes Theilsystem übrig, welches das erste zu dem ganzen Körper ergänzt; dasselbe kann allerdings ebenso wie das erste im besonderen Falle auf einen einzigen Körpertheil reducirt sein. Auf dieses Ergänzungssystem muss nun von Seiten des ersten im Mittelpunkt des Verbindungsgelenkes ein Druck ausgeübt werden, welcher gerade so gross ist, dass er im Verein mit den anderen am Ergänzungssystem angreifenden Kräften dem Schwerpunkte dieses Systems seine Beschleunigung ertheilt. Es wird weiter unten gezeigt werden, dass man unter Berücksichtigung dieser Thatsache direct zu demselben Druck im Gelenk gelangt wie bei Verwendung des Satzes von der Gleichheit von Action und Reaction.

Berücksichtigt man alle an den Gelenken eines bestimmten Körpertheils auftretenden Druckwirkungen und fügt dieselben den direct an dem Körpertheil angreifenden Kräften hinzu, so findet die Bewegung des Körpertheils unter der Einwirkung aller dieser Kräfte genau so statt, als ob er mit dem übrigen Körper gar nicht mehr im Zusammenhang stände. Die Differentialgleichung der Bewegung des einen Körpertheils ist nämlich dann im Falle ebener Bewegung identisch mit einer der oben angeführten 12 Differentialgleichungen. Man sieht aber auch leicht ein, dass nach demselben Princip die zu jedem Gliede gehörenden Differentialgleichungen bei ganz beliebiger Bewegung des menschlichen Körpers auf die bekannten einfachen Differentialgleichungen der Bewegung eines starren Körpers zurückgeführt werden können.

Betrachtet man zum Beispiel den rechten Oberschenkel und wendet auf denselben diese Ueberlegungen an, so ergiebt sich Folgendes. Sieht man vom Einfluss des Luftwiderstandes und der sehr geringen Reibung in den Gelenken ab, so bewegt sich der Oberschenkel gerade so, als ob er vom übrigen Körper losgelöst wäre und auf ihn folgende Kräfte einwirkten: Erstens in seinem Schwerpunkte eine Kraft gleich dem Gewicht des Oberschenkels vertical nach unten. Zweitens in dem Insertionspunkte eines jeden direct an ihm angreifenden Muskels eine Kraft gleich der Spannung desselben, und zwar in der Richtung auf den anderen Insertionspunkt zu; für die Zugrichtung und die Lage des am

Digitized by Google

Oberschenkel befindlichen Insertionspunktes ist dabei allein das frei nach einem Nachbargliede ausgespannte Stück des Muskels maassgebend.[1]) Drittens im Mittelpunkt des Hüftgelenkes eine Druckkraft, welche entgegengesetzt gleich dem seitens des Oberschenkels auf das System: Rumpf + Kopf + beide Arme + linkes Bein ausgeübten Druck ist; der letztere hat eine solche Grösse und Richtung, dass er im Verein mit den anderen an diesem System angreifenden äusseren Kräften dem partiellen Schwerpunkte desselben seine Beschleunigung ertheilt. Dabei ist zu beachten, ob der linke Fuss auf dem Boden aufsteht oder nicht; im ersten Falle ist zu den äusseren Kräften der durch den Druck des linken Fusses auf den Boden hervorgerufene Gegendruck und Reibungswiderstand des Bodens zu zählen. Zu dem gleichen Resultat gelangt man, wenn man die im Hüftgelenkmittelpunkt auf den Oberschenkel ausgeübte Druckkraft nach Grösse und Richtung so bemisst, dass sie im Verein mit den sämmtlichen am rechten Bein angreifenden äusseren Kräften dem Schwerpunkt des ganzen rechten Beines seine Beschleunigung ertheilt. Hierbei ist zu unterscheiden, ob der rechte Fuss auf dem Boden aufsteht oder nicht, weil im ersten Falle der auf den rechten Fuss einwirkende Gegendruck und Reibungswiderstand des Bodens den an dem Beine angreifenden äusseren Kräften zuzurechnen ist. Viertens wirkt auf den Oberschenkel im Mittelpunkt des Kniegelenkes eine Druckkraft ein, welche nach Grösse und Richtung entgegengesetzt gleich dem seitens des Oberschenkels auf das System: rechter Unterschenkel + rechter Fuss ausgeübten Druck ist; letzterer muss so beschaffen sein, dass er im Verein mit sämmtlichen auf den rechten Unterschenkel und rechten Fuss einwirkenden äusseren Kräften dem Schwerpunkte dieses Systems seine Beschleunigung ertheilt. Der auf den rechten Oberschenkel im Kniegelenk einwirkende Druck kann aber auch nach Grösse und Richtung so aufgefasst werden, dass er im Verein mit den sämmtlichen am ganzen Körper mit Ausnahme des rechten Unterschenkels und rechten Fusses angreifenden äusseren Kräften dem partiellen Schwerpunkt des Systems, welches entsteht, wenn man vom Körper nur den rechten Unterschenkel und rechten Fuss lostrennt, seine Beschleunigung ertheilt.

1) Vgl. die Bemerkungen auf Seite 89.

Digitized by Google

Unter der Einwirkung dieser vier Arten von äusseren Kräften wird der Oberschenkel sich nun gerade so wie ein einziger starrer Körper bewegen. Sein Schwerpunkt wird also gerade so fortschreiten, als ob in ihm die ganze Masse des Oberschenkels concentrirt wäre, und diese äusseren Kräfte sämmtlich direct in ihm angriffen. Gleichzeitig wird der Oberschenkel in derselben Weise um seinen Schwerpunkt rotiren, als wenn der letztere festgehalten wäre, und nur die Drehungsmomente der angeführten äusseren Kräfte um Axen durch den Schwerpunkt wirkten.

Es ist wohl zu beachten, dass für die Druckwirkungen im Hüft- und Kniegelenk die absolute Bewegung der Schwerpunkte der angrenzenden Theilsysteme im Raume maassgebend ist. Die letztere kann nun in jedem Falle aufgefasst werden als die Combination zweier Bewegungen, von denen die eine relativ zum Mittelpunkt des betreffenden Verbindungsgelenkes stattfindet, während die andere mit der Bewegung dieses Gelenkmittelpunktes vollkommen übereinstimmt. Jede der beiden Theilbewegungen gibt zu einer besonderen Art von Druckwirkung auf das Gelenk Veranlassung.

Man betrachte zunächst die Bewegung des Schwerpunktes des Theilsystems, welche von der Bewegung des Gelenkmittelpunktes nicht verschieden ist, also z. B. die Componente der Bewegung des Schwerpunktes vom System: Rumpf + Kopf + beide Arme + linkes Bein, welche gleich der Bewegung des Mittelpunktes vom rechten Hüftgelenk ist. Dieselbe muss genau so auf das Hüftende des rechten Oberschenkels einwirken, als ob die ganze Masse dieses Systems im Mittelpunkt des Hüftgelenkes concentrirt, und auch alle an dem System angreifenden äusseren Kräfte unter Beibehaltung ihrer Grösse und Richtung nach demselben verlegt wären; denn dann würde der Schwerpunkt dieses Theilsystems mit dem Hüftgelenkmittelpunkt zusammenfallen und immer genau die gleiche Bewegung ausführen als dieser. Ebenso muss die Componente der Bewegung des gemeinsamen Schwerpunktes vom rechten Unterschenkel und rechten Fuss, welche mit der Bewegung des rechten Kniegelenkmittelpunktes übereinstimmt, auf das Kniende des rechten Oberschenkels gerade so einwirken, als ob die Massen des rechten Unterschenkels und Fusses im Mittelpunkt des Kniegelenkes concentrirt, und alle an diesen beiden Körpertheilen angreifenden äusseren Kräfte ebenfalls dorthin verlegt wären. Denkt man sich nun in den Mittelpunkten des Hüftgelenkes und

Digitized by Google

Kniegelenkes die Massen der angrenzenden Theilsysteme concentrirt und mit ihnen den Oberschenkel beschwert, so kommen dann nur noch die Druckwirkungen in Betracht, welche von der relativen Bewegung eines jeden Schwerpunktes der beiden angrenzenden Theilsysteme in Bezug auf den Mittelpunkt des betreffenden Verbindungsgelenkes herrühren. Das fingirte Massensystem, für welches ich schon früher[1]) den Namen „reducirtes Oberschenkelsystem" verwendet habe, und dessen Schwerpunkt der unter dem Namen „Hauptpunkt des Oberschenkels"[2]) eingeführte feste Punkt der Oberschenkellängsaxe ist, bewegt sich nun unter der Einwirkung der aus der relativen Bewegung der beiden partiellen Schwerpunkte resultirenden Druckwirkungen auf die beiden Gelenke und der sämmtlichen anderen, zum Theil ebenfalls an den Gelenkmittelpunkten, zum Theil an anderen Punkten des Oberschenkels angreifenden äusseren Kräfte ebenfalls wie ein einziger starrer Körper. Die Masse dieses Körpers ist dann gleich der Gesammtmasse des menschlichen Körpers, und seine Trägheitsmomente sind ebenfalls wesentlich von den Trägheitsmomenten des Oberschenkels verschieden.

Bei Einführung des reducirten Oberschenkelsystems und der entsprechenden anderen reducirten Systeme gelangt man nun zu viel einfacheren Formen der Bewegungsgleichungen, weil jetzt die Bewegungen der anderen Glieder nur noch insoweit einen Beitrag für dieselben liefern, als sie die zu den Mittelpunkten der Verbindungsgelenke relativen Bewegungen der partiellen Schwerpunkte beeinflussen.

Damit sind im Princip die Methoden gekennzeichnet, mit denen man auf elementare Weise zu den Bewegungsgleichungen gelangen kann, ohne den Umweg über die allgemeinen LAGRANGE'schen Differentialgleichungen machen zu müssen. Es erübrigt nur noch, den auf jedes Gelenkende des betreffenden Körpertheils ausgeübten Druck, welcher doch den Schlüssel zu der elementaren Ableitung der Bewegungsgleichungen liefert, durch die Beschleunigung des Schwerpunktes vom benachbarten Theilsystem und die auf letzteres einwirkenden äusseren Kräfte wirklich auszudrücken.

1) Vgl. Die Arbeit der Muskeln und die lebendige Kraft des menschlichen Körpers. Abhandl. der math.-phys. Classe der Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XX No. I. S. 61.

2) l. c. S. 60.

Digitized by Google

Die Beschleunigung des Schwerpunktes eines Theilsystems von der Masse m sei γ, dann muss die Resultante der sämmtlichen äusseren Kräfte (alle Reactionskräfte mit eingeschlossen), nachdem man sie alle parallel mit sich nach dem Schwerpunkt verlegt denkt, die Grösse $m\gamma$ und die Richtung von γ besitzen. Diese nach dem Vorgang von d'ALEMBERT als Effectivkraft bezeichnete Grösse muss sich daher als geometrische Summe der sämmtlichen äusseren Kräfte darstellen lassen. Fasst man nun insbesondere den Druck in's Auge, welcher auf das Theilsystem am Verbindungsgelenk ausgeübt wird, so muss dieser unter die äusseren Kräfte gehörende Druck sich als die geometrische Differenz aus der Effectivkraft $m\gamma$ und der geometrischen Summe der übrigen äusseren Kräfte darstellen. Demnach ist der von dem Theilsystem rückwärts auf das Nachbarglied ausgeübte Druck infolge der Gleichheit von Action und Reaction gleich der geometrischen Differenz aus der geometrischen Summe der übrigen auf das Theilsystem einwirkenden äusseren Kräfte und der Effectivkraft. Man kann auch sagen, derselbe ist gleich der geometrischen Summe der übrigen äusseren Kräfte und einer Kraft $-m\gamma$, welche zwar der Effectivkraft an Grösse gleich ist, aber die genau entgegengesetzte Richtung besitzt. Man erhält daher den Druck, welcher auf das Gelenkende irgend eines Gliedes von Seiten eines Theilsystems infolge der Bewegung des Schwerpunktes des letzteren und der an demselben angreifenden äusseren Kräfte ausgeübt wird, indem man die sämmtlichen äusseren Kräfte des Theilsystems (mit Ausnahme des Gelenkdruckes) und die der Effectivkraft entgegengesetzt gleiche Kraft $-m\gamma$ parallel nach dem Mittelpunkt des Verbindungsgelenkes verlegt und daselbst zu einer Resultante zusammensetzt. Damit steht die schon früher angeführte Thatsache in Uebereinstimmung, dass eine jede nicht an einem Körpertheil direct angreifende Kraft doch auf denselben einwirkt, und zwar so, als ob sie an dem Mittelpunkt des ihrem wahren Angriffspunkte innerhalb des menschlichen Körpers am nächsten liegenden Gelenkes des betreffenden Körpertheils angriffe. Man braucht nun nur noch im Schwerpunkte des Theilsystems sich eine äussere Kraft angebracht zu denken, welche der Effectivkraft entgegengesetzt gleich ist, um auf diese Weise sofort den gesammten Druck auf das Gelenkende eines Gliedes angeben zu können.

Auf den rechten Oberschenkel angewendet, heisst der obige

Satz: Am Mittelpunkt des Hüftgelenks wird infolge seiner Verbindung mit den anderen Körpertheilen auf den Oberschenkel ein Druck ausgeübt, welcher gerade so gross ist, als ob die sämmtlichen am System: Rumpf + Kopf + beide Arme + linkes Bein angreifenden äusseren Kräfte, den etwa auf den linken Fuss einwirkenden Gegendruck und Reibungswiderstand des Bodens mit eingerechnet, in gleicher Richtung und Stärke an diesem Punkte direct angriffen, und als ob zu diesen äusseren Kräften noch eine Kraft hinzugekommen wäre, welche durch das Product aus der Beschleunigung des Schwerpunktes dieses am Hüftgelenk hängenden Theilsystems mit der Masse des letzteren gemessen wird, und deren Richtung der Richtung der Schwerpunktsbeschleunigung entgegengesetzt ist. Ferner wird auf das andere Ende des rechten Oberschenkels im Mittelpunkt des Kniegelenks ein Druck ausgeübt, welcher gerade so gross ist, als ob alle am rechten Unterschenkel und rechten Fuss angreifenden äusseren Kräfte, den eventuell auf den rechten Fuss wirkenden Gegendruck und Reibungswiderstand des Bodens mit eingeschlossen, in gleicher Richtung und Stärke am Kniegelenkmittelpunkt selbst angriffen, und ausserdem auf denselben Punkt eine Kraft einwirkte, deren Richtung entgegengesetzt der Beschleunigungsrichtung des gemeinsamen Schwerpunktes vom rechten Unterschenkel und Fuss ist, und deren Grösse durch das Product aus dieser Schwerpunktsbeschleunigung und der Summe der Massen des rechten Unterschenkels und Fusses gemessen wird.

Wie oben angedeutet wurde, kann der auf das Hüftende des rechten Oberschenkels ausgeübte Druck auch daraus bestimmt werden, dass derselbe im Verein mit den am ganzen rechten Bein angreifenden äusseren Kräften dem Schwerpunkte des rechten Beins seine Beschleunigung ertheilt. Bezeichnet man die letztere mit γ' und die Masse des ganzen Beins mit m', so stellt sich demnach dieser Druck auch als geometrische Differenz zwischen der Effectivkraft $m'\gamma'$ und der geometrischen Summe der äusseren Kräfte des Beins, Gegendruck und Reibungswiderstand des Bodens am rechten Fuss eventuell eingeschlossen, dar.

Man kann sich leicht davon überzeugen, dass der auf die letztere Art abgeleitete Druck auf den Oberschenkel von dem auf die erste Art bestimmten nicht verschieden ist. Bezeichnet man die geometrische Summe der auf das Theilsystem: Rumpf + Kopf

Digitized by Google

+ beide Arme + linkes Bein einwirkenden äusseren Kräfte, mit Ausnahme des Drucks im Hüftgelenk, mit $\Sigma[K]$, und die geometrische Summe der ausser dem Hüftgelenkdruck auf das rechte Bein einwirkenden äusseren Kräfte mit $\Sigma[K']$, so stellt sich der im Mittelpunkt des rechten Hüftgelenks auf den Oberschenkel ausgeübte Druck das eine Mal in der Form $[\Sigma[K]] - [m\gamma]$ und das andere Mal in der Form $[m'\gamma'] - [\Sigma[K']]$ dar, wobei die eckigen Klammern um die Ausdrücke andeuten sollen, dass es sich um geometrische Addition und geometrische Subtraction handelt. Nun ist die geometrische Summe der Effectivkräfte der beiden sich zum ganzen Körper ergänzenden Theilsysteme gleich der Effectivkraft des ganzen Körpers. Bezeichnet man mit γ_0 die Beschleunigung des Gesammtschwerpunktes und mit m_0 die Gesammtmasse des menschlichen Körpers, so hat man demnach

$$[m\gamma] + [m'\gamma'] = m_0\gamma_0.$$

Die Effectivkraft $m_0\gamma_0$ ist aber andererseits gleich der Resultante der sämmtlichen nach dem Gesammtschwerpunkte verlegten äusseren Kräfte oder, mit anderen Worten, die geometrische Summe derselben. Diese hat aber denselben Werth wie die geometrische Summe von $\Sigma[K]$ und $\Sigma[K']$. Denn, wenn auch unter den äusseren Kräften eines jeden der beiden Theilsysteme solche vorkommen, die für den ganzen Körper nicht mehr äussere Kräfte darstellen, wie z. B. die Spannungen aller Muskeln, welche sich zwischen den beiden Theilsystemen ausspannen, so üben diese Kräfte doch auf den Werth der geometrischen Summe von $\Sigma[K]$ und $\Sigma[K']$ keinen Einfluss aus, da zu jeder derartigen Kraft des einen Theilsystems stets eine entgegengesetzt gleiche des anderen gehört. Es lässt sich daher die Effectivkraft $m_0\gamma_0$ durch die geometrische Summe $[\Sigma[K]] + [\Sigma[K']]$ ersetzen. Demnach kann die obige Relation auch in der Form geschrieben werden

$$[m\gamma] + [m'\gamma'] = [\Sigma[K]] + [\Sigma[K']],$$

woraus ohne Weiteres folgt, dass

$$[m'\gamma'] - [\Sigma[K']] = [\Sigma[K]] - [m\gamma] \text{ ist.}$$

Dieser Satz gilt allgemein für die Druckwirkungen an jedem Gelenk. Welche der beiden geometrischen Differenzen man im gegebenen Falle benutzen wird, richtet sich nach den besonderen Verhältnissen. Im Allgemeinen wird man natürlich die Form

Digitized by Google

bevorzugen, für welche man die nöthigen empirischen Daten schon ermittelt hat. Kennt man z. B. im vorliegenden Falle nur die Beschleunigung des Schwerpunktes vom ganzen rechten Bein, dagegen nicht die des anderen Theilsystems, so liegt es auf der Hand, dass man zu der Form $[m'\gamma'] - |\Sigma[K']|$ seine Zuflucht nimmt.

Man kann sich nun auch leicht von der Wahrheit der weiter oben angegebenen Thatsache überzeugen, dass sowohl die Muskeln als auch die äusseren Kräfte mit Kräftepaaren im POINSOT'schen Sinne auf die einzelnen Körper drehend einwirken.

Die auf einen Körpertheil direct einwirkenden Muskeln nehmen entweder eine Insertion an demselben, oder sie besitzen beide Insertionsstellen an solchen anderen Körpertheilen, welche sich zu beiden Seiten des fraglichen Körpertheils befinden und daher denselben einschliessen. Bei den Muskeln der ersten Art findet sich nach den obigen Auseinandersetzungen zu der an dem Körpertheil direct angreifenden Muskelkraft die zugehörige entgegengesetzt gleiche unter den Componenten des auf einen Gelenkmittelpunkt des Körpertheils wirkenden Druckes vor. Bei den Muskeln der zweiten Art treten beide entgegengesetzt gleichen Muskelkräfte, welche das Kräftepaar bilden, als Druckcomponenten an verschiedenen den betreffenden Körpertheil begrenzenden Gelenken auf. Alle von den auf einen Körpertheil direct einwirkenden Muskeln hervorgerufenen Kräftepaare lassen sich nun zu einem resultirenden Kräftepaar zusammensetzen, dessen Moment in Zukunft kurz als das resultirende Drehungsmoment der Muskeln bezeichnet werden soll.

Die Schwere wirkt mit mehreren Componenten auf jeden Körpertheil ein. Zunächst zieht sie mit einer Kraft gleich dem Gewicht des Körpertheils an dem Einzelschwerpunkte desselben vertical nach unten. Dann findet sich aber bei jedem auf den Mittelpunkt eines den Körpertheil begrenzenden Gelenks einwirkenden Druck eine vertical nach unten gerichtete Componente, welche gleich dem Gewicht des angrenzenden Theilsystems ist. Alle diese Schwerkräfte lassen sich zu einer Resultante zusammensetzen, die an Grösse dem Gesammtgewicht des menschlichen Körpers gleich ist, und deren Angriffspunkt gerade der Hauptpunkt des betreffenden Körpertheils ist. Zu dieser Gewichtskraft lässt sich nun, wenn der Körper nicht gerade frei in der Luft schwebt, in jedem Falle eine entgegengesetzt gleiche

Digitized by Google

finden, welche sie zu einem Kräftepaar ergänzt. Diese zweite Kraft des Paares wird nämlich durch den Gegendruck des Fussbodens verursacht. Steht der Körper nur mit einem Fusse auf dem Boden, so setzt sich der Gegendruck des Bodens aus zwei Componenten zusammen, deren eine die verticale Componente der Effectivkraft $m_0\gamma_0$ darstellt, während die andere gleich dem Gewicht des Körpers aber vertical nach oben gerichtet ist. Diese letztere Componente muss sich nun nach den obigen Darlegungen jedesmal unter den Componenten des Druckes an demjenigen Gelenkmittelpunkt des betreffenden Körpertheils vorfinden, welcher innerhalb des menschlichen Körpers dem aufgesetzten Fuss am nächsten liegt. Ist beispielsweise der rechte Fuss allein auf dem Boden aufgesetzt, so wirkt die dem Gesammtgewicht des Körpers entgegengesetzt gleiche Druckcomponente am Mittelpunkt des rechten Kniegelenks, steht dagegen der linke Fuss allein auf dem Boden, so wirkt sie am Mittelpunkt des rechten Hüftgelenks auf den rechten Oberschenkel ein. In dem Falle, dass beide Füsse mit dem Boden in Berührung sind, wird im Allgemeinen an keinem Fuss die eine Componente des Gegendrucks entgegengesetzt gleich dem Gewicht des Körpers sein. Dagegen wird in der Regel an jedem Fuss eine von dem Gewicht des Körpers allein herrührende Componente des Gegendrucks auftreten, und es ist unter allen Umständen die Summe dieser beiden vertical nach oben gerichteten Componenten entgegengesetzt gleich dem Gesammtgewicht des menschlichen Körpers. Jede dieser beiden Componenten wird dann als Druck an einem anderen Gelenk des Körpertheils auftreten. Da beide Druckkräfte gleichgerichtet sind, so lassen sie sich zu einer Resultante zusammensetzen, deren Grösse gleich dem Gesammtgewicht ist, und welche in einem bestimmten Punkte im Innern des betreffenden Körpertheils angreift und vertical nach oben gerichtet ist. Diese Resultante setzt sich dann mit der im Hauptpunkte des Körpertheils angreifenden Gewichtskraft zu einem Kräftepaar zusammen. Da die hier in Betracht kommende Componente des Bodengegendruckes auch im Grunde durch die Schwere hervorgerufen ist, so soll das Moment des Kräftepaares, mit dem diese Componente und die Schwere selbst im gegebenen Falle gemeinsam auf einen Körpertheil einwirken, in Zukunft kurz als das Drehungsmoment der Schwere bezeichnet sein.

Digitized by Google

In dem resultirenden Drehungsmoment der Muskeln eines Körpertheils und dem Drehungsmoment der Schwere ist in sehr knapper und übersichtlicher Form der Einfluss zusammengefasst, den Muskeln und Schwere auf die Bewegung eines einzelnen Körperteils ausüben. Es bleiben dann, vom Luftwiderstand abgesehen, überhaupt nur noch die Kräfte zu betrachten übrig, welche von den Beschleunigungen partieller Schwerpunkte und des Gesammtschwerpunktes abhängen. Auch diese gruppiren sich in bestimmter Weise zu Kräftepaaren, mit denen sie den Körpertheil zu drehen suchen.

An dem rechten Oberschenkel wirkt beispielsweise unter den Componenten des Druckes im Mittelpunkt des rechten Hüftgelenks die Kraft $-m\gamma$, unter m, wie oben, die Masse des Systems: Rumpf + Kopf + beide Arme + linkes Bein, und unter γ die Beschleunigung des zugehörigen Schwerpunktes verstanden. Das negative Vorzeichen sagt aus, dass die Kraft zu der Beschleunigung γ entgegengesetzt gerichtet ist. Im Mittelpunkt des Kniegelenks wirkt die Kraft $-m''\gamma''$, wo m'' die Masse des Systems: rechter Unterschenkel + rechter Fuss, und γ'' die Beschleunigung seines Schwerpunktes bedeutet. Diese beiden Druckcomponenten sind stets vorhanden, auch wenn der Körper frei in der Luft schwebt. Ist nun aber einer der beiden Füsse mit dem Boden in Berührung, so kommt infolge der Gegenwirkung und des Reibungswiderstandes des Bodens im Kniegelenk oder im Hüftgelenk noch die Druckkraft $m_0\gamma_0$ hinzu, je nachdem es der rechte oder der linke Fuss ist, welcher allein auf dem Boden aufsteht; dabei bedeutet wieder m_0 die Gesammtmasse des ganzen Körpers und γ_0 die Beschleunigung des Gesammtschwerpunktes. Stehen beide Füsse auf dem Boden auf, so vertheilt sich im Allgemeinen die Druckkraft $m_0\gamma_0$, welche zum Theil den Gegenwirkungen, zum Theil den Reibungswiderständen des Bodens ihre Entstehung verdankt, auf zwei im Knie- und Hüftgelenkmittelpunkt angreifende Componenten.

Zieht man zunächst den Fall in Betracht, dass allein der rechte Fuss auf dem Boden aufsteht, so hat man demnach im Mittelpunkt des rechten Kniegelenkes die beiden auf den Oberschenkel einwirkenden Druckcomponenten $m_0\gamma_0$ und $-m''\gamma''$. Diese beiden Kräfte haben nun als Resultante die zum System: Rumpf + Kopf + beide Arme + linkes Bein + rechter Oberschenkel ge-

Digitized by Google

hörende Effectivkraft; denn dieses System ergänzt das System: rechter Unterschenkel + rechter Fuss zum ganzen Körper. Diese letztere Effectivkraft kann in die zwei Componenten $m\gamma$ und $m_2\gamma_2$ zerlegt werden, wo m und γ die oben angegebene Bedeutung besitzen, dagegen unter m_2 die Masse des rechten Oberschenkels, und unter γ_2 die Beschleunigung seines Schwerpunktes zu verstehen ist. Die am Kniegelenk angreifende Druckcomponente $m\gamma$ ist entgegengesetzt gleich der am Hüftgelenk wirkenden Druckcomponente $-m\gamma$; beide bilden daher ein Kräftepaar. Es bleibt so zunächst als einzige äussere Kraft des rechten Oberschenkels, welche nicht an der Zusammensetzung eines Kräftepaares betheiligt zu sein scheint, die im Mittelpunkt des rechten Kniegelenkes wirkende Druckcomponente $m_2\gamma_2$. Da Kräftepaare die Bewegung des Schwerpunktes eines Körpers nicht beeinflussen können, weil die eine Kraft des Paares dem Schwerpunkt immer die entgegengesetzte Beschleunigung aufzwingen will als die andere, so muss sich der Schwerpunkt des rechten Oberschenkels so bewegen, als ob an ihm allein die Kraft $m_2\gamma_2$ angriffe und in ihm die Masse m_2 des Oberschenkels concentrirt wäre. Dies stimmt aber vollkommen damit überein, dass γ_2 die Beschleunigung desselben darstellt. Die am Kniegelenkmittelpunkt angreifende Druckkraft $m_2\gamma_2$ wird nun ausser der Beschleunigung des Schwerpunktes auch noch eine Drehung des rechten Oberschenkels hervorzubringen suchen, wenn ihre Richtung nicht gerade durch den Schwerpunkt S_2 des Oberschenkels hindurchgeht. Dieses Drehungsbestreben der Kraft kann man endlich auch als das Moment eines Kräftepaares auffassen. Man braucht sich zu diesem Zwecke nur im Schwerpunkt S_2 die Effectivkraft $m_2\gamma_2$ und gleichzeitig die ihr entgegengesetzt gleiche Kraft $-m_2\gamma_2$ angebracht zu denken. Diese beiden Kräfte können zusammen den Bewegungszustand des Oberschenkels nicht ändern, da sie sich das Gleichgewicht halten. Man kann die Kraft $-m_2\gamma_2$ mit der am Kniegelenkmittelpunkt angreifenden, ihr entgegengesetzt gleichen Druckcomponente $+m_2\gamma_2$ zu einem Kräftepaar vereinigt denken, dann bleibt schliesslich nur noch die Effectivkraft $m_2\gamma_2$ übrig, welche allein dem rechten Oberschenkel eine Translationsbewegung von der Beschleunigung γ_2, also eine Bewegung ohne Drehung zu ertheilen sucht, während die beiden Kräftepaare $[+m\gamma, -m\gamma]$ und $[+m_2\gamma_2, -m_2\gamma_2]$ umgekehrt ausschliesslich auf den Körpertheil im Sinne einer Drehung um eine

Digitized by Google

Axe durch den Schwerpunkt S_2 einzuwirken suchen. Diese beiden Kräftepaare lassen sich nun weiterhin zu einem einzigen Paare vereinigen, dessen Moment kurz das resultirende Drehungsmoment der Effectivkräfte heissen soll.

Ist allein der linke Fuss auf dem Boden aufgesetzt, so hat man im Mittelpunkt des rechten Kniegelenkes zunächst wieder die Druckcomponente $-m''\gamma''$, während jetzt am rechten Hüftgelenk zu der Componente $-m\gamma$ noch die von Gegendruck und Reibungswiderstand des Bodens herrührende Componente $m_0\gamma_0$ hinzutritt; diese beiden haben als Resultante die Effectivkraft für das ganze rechte Bein, welche weiter oben (S. 106) mit $m'\gamma'$ bezeichnet worden ist. Die letztere lässt sich wiederum in die beiden Componenten $m''\gamma''$ und $m_2\gamma_2$ zerlegen, von denen die Druckcomponente $m''\gamma''$ mit der am Kniegelenkmittelpunkt angreifenden, ihr entgegengesetzt gleichen Druckcomponente $-m''\gamma''$ ein Kräftepaar bildet. Denkt man sich wiederum im Schwerpunkte S_2 des rechten Oberschenkels die Effectivkraft $m_2\gamma_2$ und die ihr entgegengesetzt gleiche Kraft $-m_2\gamma_2$ angebracht, so kann man weiterhin die letztere mit der am Hüftgelenkmittelpunkt angreifenden Druckcomponente $m_2\gamma_2$ zu einem Kräftepaar vereinigt denken. Es bleibt dann wieder allein die in S_2 angreifende Effectivkraft übrig als Kraft, welche dem ganzen Oberschenkel eine Translationsbewegung mit der Beschleunigung γ_2 zu ertheilen strebt. Die beiden Kräftepaare $[+m''\gamma'', -m''\gamma'']$ und $[+m_2\gamma_2, -m_2\gamma_2]$ suchen dann dem Oberschenkel ausschliesslich Drehung um eine Axe durch seinen Schwerpunkt zu ertheilen; die Momente derselben setzen wieder das resultirende Drehungsmoment der Effectivkräfte zusammen. Es ist zu beachten, dass das letztere der beiden Kräftepaare nicht dasselbe Moment besitzt, wie das auf dieselbe Weise bezeichnete im vorhergehenden Falle. Denn während dort die eine Kraft des Paares im Schwerpunkt S_2 und die andere im Mittelpunkt des Kniegelenkes angriff, nimmt hier zwar auch die eine ihren Angriff am Schwerpunkt S_2, die andere dagegen am Mittelpunkt des Hüftgelenkes.

Stehen endlich beide Füsse auf dem Boden auf, so kommen an beiden Gelenkmittelpunkten zu den Druckcomponenten $-m\gamma$ bezüglich $-m''\gamma''$ noch Kräfte hinzu. Diese beiden hinzutretenden Kräfte sind stets so beschaffen, dass sie, nach einem Punkte verlegt, wiederum die Kraft $m_0\gamma_0$ als Resultante ergeben. Will man

Digitized by Google

sich in diesem Falle die drehenden Kräftepaare veranschaulichen, so ist es zweckmässig, am Schwerpunkte S_2 die 6 Kräfte, $+ m\gamma$, $- m\gamma$, $+ m''\gamma''$, $- m''\gamma''$, $+ m_0\gamma_0$ und $- m_0\gamma_0$ angebracht zu denken, von denen je zwei entgegengesetzt gleich sind, so dass sie alle zusammen sich das Gleichgewicht halten. Von diesen Kräften bildet die erste mit der am Hüftgelenkmittelpunkt angreifenden Druckcomponente $- m\gamma$ und die dritte mit der am Kniegelenkmittelpunkt angreifenden Componente $- m''\gamma''$ je ein Kräftepaar. Denkt man sich weiter die sechste Kraft in zwei Componenten zerlegt, welche den beiden durch den Gegendruck und den Reibungswiderstand des Bodens am Hüft- und Kniegelenkmittelpunkte erzeugten Druckcomponenten entgegengesetzt gleich sind, so erhält man zwei weitere Kräftepaare. Alle vier Kräftepaare lassen sich nun wiederum zu einem resultirenden zusammensetzen, dessen Moment das resultirende Drehungsmoment der Effectivkräfte darstellt. Denn die drei noch übrigbleibenden, am Schwerpunkte S_2 angreifenden Kräfte $- m\gamma$, $- m''\gamma''$ und $+ m_0\gamma_0$ ergeben als Resultante die Effectivkraft $m_2\gamma_2$, welche dem Oberschenkel allein eine Translationsbewegung von der Beschleunigung γ_2 zu ertheilen sucht.

Durch die Bestimmung der die Drehung eines Körpertheils beeinflussenden Kräftepaare, mit denen die sämmtlichen äusseren Kräfte auf ihn einwirken, ist man nun in den Stand gesetzt, die Bewegungsgleichung des Körpertheils in äusserst knapper Form hinzuschreiben. Für den angenommenen Fall ebener Bewegung, bei der alle Bewegungen der Körpertheile parallel der Gangebene stattfinden, und auch die Ebenen aller wirksamen Kräftepaare dieser Ebene parallel sind, nimmt die zu einem jeden Körpertheil gehörende Bewegungsgleichung die einfache Form an: Das Product aus dem Trägheitsmoment des Körpertheils um die zur Gangebene normale Axe durch seinen Schwerpunkt und seiner Winkelbeschleunigung um dieselbe Axe ist gleich der Summe aus dem resultirenden Drehungsmoment der Muskeln, dem Drehungsmoment der Schwere und dem resultirenden Drehungsmoment der Effectivkräfte. Dieser Satz gilt ganz allgemein für jedes Glied des menschlichen Körpers, auch wenn dasselbe, wie der Rumpf, durch mehr als zwei Gelenke mit anderen Körpertheilen verbunden ist; man hat in dem letzteren Fall eben nur die an dem speciellen

Beispiel des Oberschenkels angestellten Betrachtungen, welche zu der Bestimmung der Drehungsmomente der Effectivkräfte führten, zu verallgemeinern. Der Satz erleidet auch keine Einschränkung, wenn die Bewegung keine ebene mehr ist. Er gilt in diesem allgemeineren Falle für jede Projection des ganzen Bewegungsvorganges auf eine der drei Coordinatenebenen.

Damit ist nun der Weg klar vorgezeichnet, den man für die weitere Untersuchung des Ganges auf der Grundlage der im I. Theile genauer beschriebenen Registrirung des ganzen Bewegungsvorganges zu beschreiten hat.

Man hat sich zunächst mit Hülfe der Coordinaten der Gelenkmittelpunkte für jeden Körpertheil die successiven Stellungen im Raume, die Winkelgeschwindigkeiten, mit denen er seine Richtung im Raume ändert, und daraus die Winkelbeschleunigungen dieser Drehungen für jede Phase der Bewegung zu verschaffen. Da die Trägheitsmomente der einzelnen Körpertheile des Versuchsindividuums aus den Resultaten früherer Untersuchungen[1]) abgeleitet werden können, so ist man damit schon in den Stand gesetzt, für die Bewegungsgleichung eines jeden Körpertheils die successiven Werthe der einen Seite, nämlich die Werthe der Producte von Trägheitsmomenten und Winkelbeschleunigungen anzugeben. Durch die Kenntniss der successiven Stellungen der einzelnen Glieder gewinnt man gleichzeitig die Mittel zur Bestimmung der successiven Werthe der „Drehungsmomente der Schwere". Leitet man ferner aus den schon im II. Theile angegebenen Coordinaten der einzelnen Schwerpunkte die Geschwindigkeiten und daraus die Beschleunigungen der Bewegung eines jeden ab, so hat man damit die nöthigen Unterlagen gewonnen, die Werthe des resultirenden Drehungsmomentes der Effectivkräfte für jeden Körpertheil zu berechnen. Auf diese Weise lassen sich dann für jede Bewegungsphase die Werthe der sämmtlichen die Bewegungsgleichung zusammensetzenden Ausdrücke mit Ausnahme des „resultirenden Drehungsmomentes der Muskeln" angeben. Man kann daher die Bewegungsgleichungen dazu verwenden, die Werthe des resultirenden Drehungsmomentes der Muskeln für jeden Körpertheil und jeden Moment der Bewegung zu berechnen, und gewinnt dadurch

1) Vgl. Bestimmung der Trägheitsmomente des menschlichen Körpers und seiner Glieder. Abhandl. der math.-phys. Classe der Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XVIII No. VIII.

Digitized by Google

die nothwendige feste Grundlage für die weitere Untersuchung über die Thätigkeit der Muskeln beim menschlichen Gange.

Die weitere Untersuchung soll sich nun mit der Bewegung der unteren Extremitäten in dem angedeuteten Sinne befassen. In dem vorliegenden III. Theil der Arbeit über den Gang des Menschen soll zunächst ein Ueberblick über die aufeinanderfolgenden Haltungen der Beine und der successiven Stellungen der einzelnen Glieder gegeben werden. Die späteren Arbeiten werden sich dann mit der Ableitung der Winkelbeschleunigungen der einzelnen Theile der unteren Extremitäten, sowie der Beschleunigungen ihrer Schwerpunkte und, unter Zuhülfenahme der Bewegungsgleichungen, mit der Bestimmung der Werthe der resultirenden Drehungsmomente der auf die einzelnen Abschnitte wirkenden Muskeln zu beschäftigen haben.

Digitized by Google

Das Verhalten der Beine im Allgemeinen.

Bekanntlich zeigt jedes Bein während eines Doppelschrittes ein zweifaches Verhalten. Während einer Periode, deren Dauer die eines einfachen Schrittes übertrifft, steht es auf dem Boden und übt gegen denselben einen Druck aus. Während einer zweiten Periode, deren Dauer um ebenso viel kürzer wie die einfache Schrittdauer ist, als die Dauer der ersten Periode über dieselbe hinausgeht, hat sich das Bein vom Boden gelöst und hängt frei am Becken, indem es um den Mittelpunkt des Hüftgelenks von hinten nach vorn schwingt. Es ist eine bis jetzt noch nicht definitiv entschiedene Frage, ob dieses Schwingen des Beines genau nach Art eines nur der Schwere überlassenen Pendels stattfindet, oder ob die Muskeln dabei eine entscheidende Rolle spielen. Die genaue Feststellung der Bewegungsgesetze, welche die einzelnen Abschnitte des Beins bei dieser Schwingungsbewegung befolgen, wird und kann allein auch hier die nöthigen Unterlagen liefern, um mit Hülfe der Bewegungsgleichungen die Frage in einwurfsfreier Weise zur endgültigen Entscheidung zu bringen.

Das Bein verändert in beiden Perioden, der des Aufstehens wie der des Schwingens, fortwährend seine Gestalt. Dies ist leicht aus den Tafeln X und XI des I. Theiles der Untersuchung über den Gang des Menschen zu erkennen. Noch deutlicher und anschaulicher zeigt es die Tafel I des vorliegenden Theiles, einmal weil in derselben die verschiedenen Glieder durch Knochenzeichnungen hervorgehoben sind, und weil ferner die beiden Perioden dadurch von einander deutlich geschieden erscheinen, dass die Knochen in der Periode des Schwingens schraffirt sind. Der Unterschenkel findet sich im Interesse der Klarheit des ganzen Bildes nur durch die Tibia repräsentirt, und die Patella ist fortgelassen worden. Die Darstellung auf Tafel I hat auch noch einen anderen Vorzug vor der auf den Tafeln X und XI des I. Theiles. Sie benutzt nämlich nicht die zufälliger Weise durch die Photo-

Digitized by Google

graphie bei den Versuchen herausgegriffenen Bewegungsphasen, deren Intervalle in gar keinem einfachen Verhältniss zu der Schrittdauer standen, sondern sie gibt Bewegungsphasen wieder, durch welche die Dauer eines Doppelschrittes in genau zwanzig gleiche Theile zerlegt wird. Dabei ist alles, was zur rechten Extremität gehört, schwarz, und alles zur linken Extremität Gehörende roth gezeichnet worden. Die 1. Phase entspricht dem Moment, in welchem das rechte Bein seine Schwingung beginnt; die 21. Phase stellt daher nur eine Wiederholung der 1. dar, indem sie gerade um die Länge eines Doppelschrittes von ihr entfernt ist. Da bei der Darstellung genau symmetrisches Verhalten beider Beine vorausgesetzt wurde, so entspricht die 11. Phase genau dem Moment, in welchem das linke Bein seine Schwingung beginnt. Das rechte Bein setzt sich auf den Boden zwischen der 9. und 10. Phase des Bildes, etwas näher der ersteren als der letzteren. Daher wird zwischen der 19. und 20. Phase das linke Bein sich auf den Boden aufstellen.

Die Darstellung des Bewegungsvorganges des ganzen Körpers, nicht allein der unteren Extremitäten, durch 20 Phasen ist schon früher zur Construction eines Gangmodells[1]) verwendet worden. In der unten angeführten Beschreibung desselben ist das Verfahren zur Gewinnung der 20 Bewegungsphasen nicht auseinandergesetzt, sondern hinsichtlich desselben auf einen späteren Theil der Untersuchung über den Gang des Menschen verwiesen worden. Es ist daher nöthig, an dieser Stelle auf den Gegenstand etwas näher einzugehen.

Die Haltung des Körpers für einen beliebigen Moment, welcher nicht bei der photographischen Aufnahme des ganzen Bewegungsvorganges fixirt worden ist, lässt sich ebenso genau wie für die photographirten Bewegungsphasen mit Hülfe der schon im II. Theil verwendeten Wegcurven ermitteln. Dieselben stellen die Abhängigkeit der Coordinaten irgend eines Punktes des menschlichen Körpers von der Zeit dar, indem sie als Abscissen Strecken besitzen, welche der von einem bestimmten Moment an verstrichenen Zeit proportional sind, während ihre Ordinaten direct gleich den Längen der betreffenden Coordinate sind. Verschafft man sich nun für jede der drei Coordinaten von sämmtlichen Ge-

1) Vgl. Beschreibung eines neuen Modells zur Veranschaulichung der Bewegungen beim Gange des Menschen. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abteilung 1895. S. 257.

lenkmittelpunkten der beiden unteren Extremitäten die Wegcurve, indem man, wie früher bei den Wegcurven des Gesammtschwerpunktes, 1 Secunde durch die Länge von 1 dm darstellt, so kann man für alle Momente, die in Intervallen von $^1/_{1000}$ Secunde aufeinanderfolgen, die zugehörigen Werthe der betreffenden Coordinate aus jeder Wegcurve abmessen. Theilt man nun die Strecke der Abscisse, welche der doppelten Schrittdauer proportional, also beim 1. Versuch, für welchen die Schrittdauer 0,990 sec betrug, gleich 99 mm ist, in 20 gleiche Theile, so erhält man in der Länge von 4,95 mm den Repräsentanten des Zeitintervalles zwischen zwei aufeinanderfolgenden der 20 Bewewegungsphasen, in welche der Doppelschritt zerlegt werden soll. Da die 1. und 21. Phase dem Moment entsprechen sollen, in dem das rechte Bein seine Schwingung beginnt, andererseits aber dieser Moment bei der photographischen Aufnahme des 1. Versuches gerade durch die dort mit der Nummer 25 versehene Bewegungsphase dargestellt war, so hat man nur von dem zu letzterer gehörigen Abscissenpunkte aus nach rechts und links auf der Abscisse so oft wie möglich Strecken von 4,95 mm abzutragen, und die zu den Endpunkten dieser Strecken gehörenden Ordinaten zu messen, um die gesuchten Coordinatenwerthe zu erhalten.

Ordnete man dem Nullpunkt der Abscissenlinie die 1. Phase der photographischen Aufnahme zu, so gehörte zu der 25. Phase die Abscissenlänge von 92 mm.[1]) Demnach hat man zur Gewinnung der 21 Bewegungsphasen, welche den Vorgang innerhalb eines Doppelschrittes in 20 gleiche Theile zerlegen, und von denen die 1. und 21. den Anfang der Schwingung des rechten Beins bedeuten, folgende Abscissenwerthe der Wegcurven zu berücksichtigen:

Tabelle 1.

Nummer der Bewegungsphase	Abscissenwerthe in Millimetern	Nummer der Bewegungsphase	Abscissenwerthe in Millimetern
1	92,00	6	17,75
2	96,95	7	22,70
3	2,90 oder 101,90	8	27,65
4	7,85 oder 106,85	9	32,60
5	12,80 oder 111,80	10	37,55

1) Vgl. der Gang des Menschen. II. Theil. S. 82.

Digitized by Google

Nummer der Bewegungsphase	Abscissenwerthe in Millimetern	Nummer der Bewegungsphase	Abscissenwerthe in Millimetern
11	42,50	17	72,20
12	47,45	18	77,15
13	52,40	19	82,10
14	57,35	20	87,05
15	62,30	21	92,00
16	67,25		

Da die Punkte der Abscissenlinie, welche zu den beiden ersten Phasen gehören, links vom Nullpunkt fallen würden, so sind sie um die der doppelten Schrittdauer entsprechende Strecke von 99 mm nach rechts verschoben worden. Die zu letzteren gehörenden Werthe sämmtlicher y- und z-Coordinaten sind infolge der periodischen Wiederholung des ganzen Bewegungsvorganges nach Ablauf von 0,990 sec genau dieselben wie die den Phasen Nr. 1 u. 2 entsprechenden, obgleich sie in Wirklichkeit der 21. und der auf diese folgenden Phase angehören. Die x-Coordinate ist jedoch für die 21. Phase um die doppelte Schrittlänge von 155,75 cm grösser als für die 1.; das gleiche gilt für alle folgenden Phasen. Berücksichtigt man dies, so kann man einmal für die beiden ersten Phasen die Coordinaten aus den grösseren Abscissenwerthen gewinnen, und hat ferner für die Phasen Nr. 3, 4 und 5 die Möglichkeit doppelter Ableitung, so dass man auf diese Weise eine Controlle über die Genauigkeit der Resultate für die beiden ersten Phasen ausüben kann.

Mit Hülfe der kleinen Tabelle lässt sich nun auch leicht ermitteln, mit welcher der auf Tafel I aufgezeichneten Bewegungsphasen bestimmte ausgezeichnete Stellungen des ganzen Beines zusammenfallen, bezüglich zwischen welchen Phasen sie zu suchen sind. Man braucht dabei nur noch die Tabelle 9 auf S. 82 des II. Theiles zu Rathe zu ziehen. Wie schon oben erwähnt, fällt das Aufsetzen des rechten Beins (R) zwischen die 9. und 10. Phase. Aus der angeführten Tabelle 9 leitet man ab, dass der entsprechende genaue Abscissenwerth 34,5 mm beträgt. Daraus folgt, dass dem Aufsetzen des rechten Beins die Phasennummer 9,4 zukommt, was so zu verstehen ist, dass es mit der vierten von 9 zwischen der 9. und 10. Phase in gleichen Zeitintervallen eingeschalteten Zwischenphasen zusammenfallen würde. Der rechte Fuss stellt

Digitized by Google

sich nach jener Tabelle 9 mit der ganzen Sohle auf den Boden (A_r), wenn in der Wegcurve die Abscisse den Werth von 46 mm angenommen hat. Demnach findet in der Darstellung auf Tafel I dieser Vorgang zwischen der 11. und 12. Phase, nämlich in der Zwischenphase von der Nummer 11,7 statt. Endlich verlässt der rechte Fuss mit der Hacke den Boden, um sich um einen weiter vorn gelegenen Punkt der Sohle zu drehen und sich allmählig vom Boden abzuwickeln (E_r), wenn die Abscisse den Werth 72,8 mm erreicht hat; dies entspricht der nahe an der 17. Phase gelegenen Zwischenphase 17,1. Die entsprechenden Vorgänge am linken Fuss finden infolge der bei der Darstellung zu Grunde gelegten vollkommenen Symmetrie der Bewegung genau um 10 Bewegungsphasen früher oder später statt.

Diese verschiedenen charakteristischen Momente finden sich in der Darstellung auf Tafel I durch die schon früher, z. B. auch in Tabelle 9 des II. Theiles, verwendeten Bezeichnungen an der Stelle, welche dabei jeweils der Femurkopf der betreffenden Extremität einnehmen würde, markirt. Es bedeutet also, um es noch einmal zu wiederholen, S_r resp. S_l den Moment, in welchem das rechte resp. linke Bein seine Schwingung beginnt, R resp. L den Moment, in welchem das rechte resp. linke Bein sich auf den Boden vorn aufstellt, A_r resp. A_l den Moment, in welchem der rechte resp. linke Fuss sich mit der ganzen Sohle auf den Boden aufsetzt und endlich E_r resp. E_l den Moment, in welchem der rechte resp. linke Fuss beginnt, sich vom Boden abzuwickeln. —

Aus der Darstellung der Bewegung der unteren Extremitäten auf Tafel I lassen sich nun schon ohne eingehendere Untersuchung folgende Einzelheiten für die Projection des Bewegungsvorganges auf die Gangebene erkennen:

Zu Anfang der Periode des Schwingens ist das betreffende Bein stark rückwärts gestellt, so dass sowohl die Längsaxe des Oberschenkels wie die des Unterschenkels nach hinten gegen die Verticale geneigt ist. Der Winkel mit der Verticalen ist jedoch beim Unterschenkel grösser als beim Oberschenkel, da das Kniegelenk sich nicht in Streckstellung befindet, sondern etwas gebeugt ist. Der Fuss berührt gerade noch mit seiner äussersten Spitze den Boden. Der Oberschenkel dreht sich nun nach vorn, d. h. von der rechten Seite aus gesehen, im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers; er passirt kurze Zeit, nachdem das andere Bein

Digitized by Google

sich mit der ganzen Sohle auf den Boden aufgestellt hat, die Verticale und dreht sich dann immer in demselben Sinne weiter bis kurz vor dem Moment, in dem das andere Bein beginnt, sich vom Boden mit dem Fusse abzuwickeln. Dann bewegt sich der Oberschenkel in der Projection auf die Gangebene kurze Zeit parallel fort, bezüglich dreht sich sogar ein wenig wieder nach hinten, führt aber vor dem Aufsetzen des Beins auf dem Boden nochmals eine ausgesprochene Drehung nach vorn aus, so dass seine Längsaxe im Moment des Aufsetzens den grössten Winkel nach vorn mit der Verticalen bildet.

Der Unterschenkel zeigt nicht genau dasselbe Verhalten wie der Oberschenkel. Er dreht sich zu Anfang der Periode des Schwingens zunächst rückwärts, d. h. also in der Ansicht von rechts im Sinne des Uhrzeigers. Diese Rückwärtsdrehung dauert etwa bis zu dem Moment, in welchem die Längsaxe des Oberschenkels die Verticale passirt, dann beginnt eine Drehung des Unterschenkels nach vorn, welche die gleichzeitige Vorwärtsdrehung des Oberschenkels an Geschwindigkeit bedeutend übertrifft. Diese Vorwärtsdrehung des Unterschenkels dauert auch noch an, während der Oberschenkel kurze Zeit sich zurückdreht. Nahezu in dem Moment, in welchem der Oberschenkel seine letzte Drehung nach vorn beginnt, kehrt aber der Unterschenkel die Richtung seiner Drehung um und begleitet die letzte Vorwärtsdrehung des Oberschenkels mit einer diese an Geschwindigkeit wieder übertreffenden Rückwärtsbewegung. Die Folge davon ist, dass die Längsaxe des Unterschenkels im Moment des Aufsetzens des Beins auf den Boden nicht mehr den grössten Winkel nach vorn mit der Verticalen bildet, wie sie auch zu Beginn der Schwingung noch nicht am weitsten nach hinten gegen die Verticale geneigt war.

Aus dem verschiedenen Verhalten von Oberschenkel und Unterschenkel während der Periode des Schwingens folgt nun weiter, dass das Kniegelenk während dieser Zeit seine Stellung nicht beibehält, sondern theils gebeugt, theils gestreckt wird. Zu Anfang wird es gebeugt, da sich der Oberschenkel nach vorn und der Unterschenkel nach hinten dreht. Kurz nach dem Moment, in welchem die Längsaxe des Oberschenkels vertical stand, ist die grösste Beugestellung des Kniegelenks erreicht, welche überhaupt beim Gehen vorkommt. Darauf findet nun infolge der grösseren

Geschwindigkeit in der Vorwärtsdrehung des Unterschenkels ziemlich energische Streckung des Kniegelenks statt, welche so lange andauert, bis der Unterschenkel kurz vor dem Aufsetzen des Beins seinen Drehungssinn umkehrt. Zuletzt ist dann wieder eine deutlich ausgesprochene Beugung im Kniegelenk zu erkennen, so dass das Bein sich nicht mit gestrecktem, sondern etwas gebeugtem Kniegelenk auf den Boden aufsetzt. Alle diese Thatsachen lassen sich auch sehr deutlich aus der folgenden Figur 1

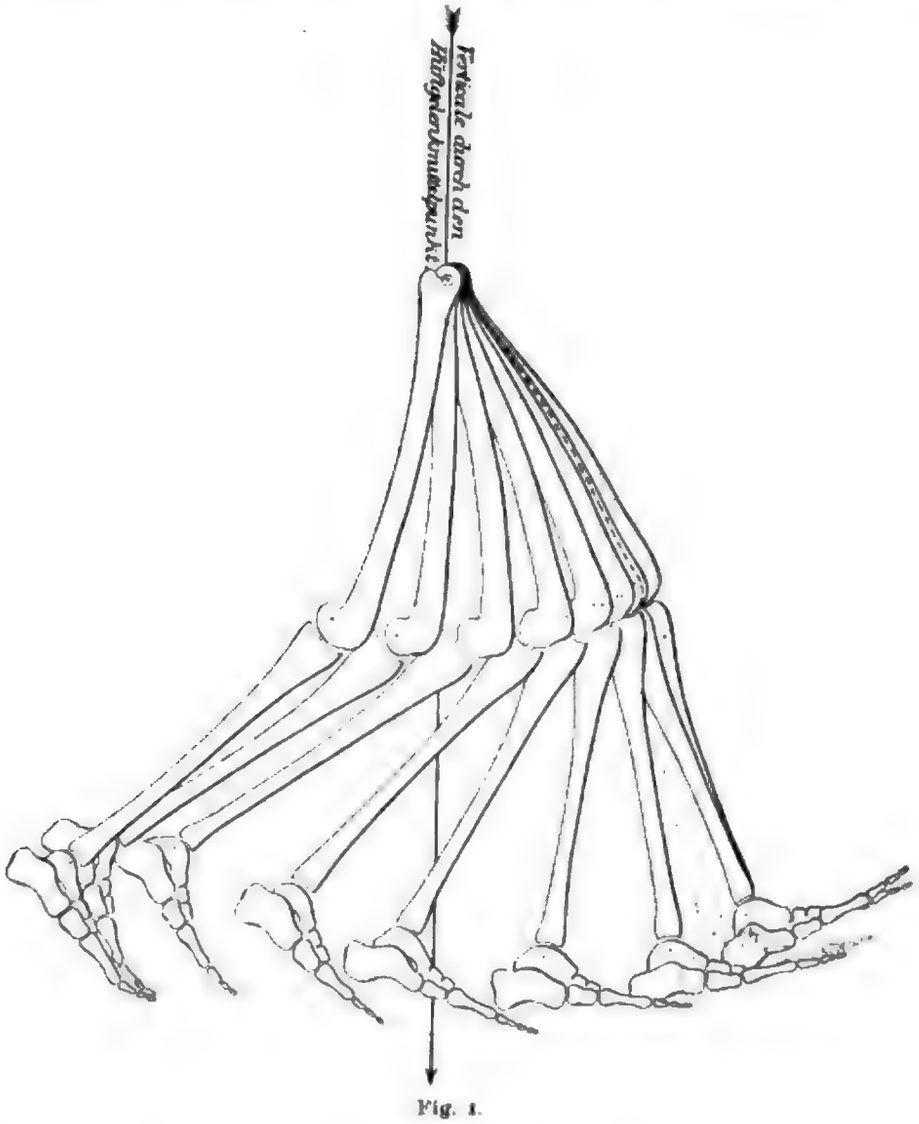


Fig. 1.

erkennen, welche unter Verwendung derselben Bewegungsphasen wie auf Tafel I die Bewegung des rechten Beines relativ zum Mittelpunkt des Hüftgelenks während der Periode des Schwingens veranschaulicht. Die letzte durch schwache Punkte angegebene Stellung des Beins entspricht der 10. Phase von Tafel I, gehört also schon zur Periode des Aufstehens.

Digitized by Google

Was endlich die Bewegung des Fusses in der Periode des Schwingens anlangt, so lässt sich aus Tafel I ersehen, dass der Fuss in der Projection auf die Gangebene im Allgemeinen dieselbe Bewegung ausführt, wie der Unterschenkel. Er dreht sich im Raume zuerst etwas rückwärts, d. h. im Sinne des Uhrzeigers, dann aber mit verhältnissmässig grosser Geschwindigkeit in der umgekehrten Richtung des Uhrzeigers, bis er zuletzt kurz vor seinem Aufsetzen auf den Boden wieder den Drehungssinn umkehrt. Während beim Oberschenkel und Unterschenkel die Bewegung in der Projection auf die Gangebene nicht allzusehr von der räumlichen Bewegung verschieden ist, weil die seitlichen Drehungen dieser beiden Körpertheile verhältnissmässig gering sind, giebt die eine Projectionsbewegung des Fusses noch kein vollkommenes Bild von dem Verhalten desselben. Es bedarf daher erst der Untersuchung der Bewegung des Fusses in wenigstens noch einer anderen Projection, um die räumliche Bewegung mit genügender Schärfe feststellen zu können.

Würde die Bewegung des Fusses in der Projection auf die Gangebene vollkommen mit der des Unterschenkels übereinstimmen, so würde wenigstens in dieser Projection des Bewegungsvorganges keine Aenderung der Stellung des Fussgelenks stattfinden können. Es liegt aber in der Natur der Sache, dass im Fussgelenk Bewegung auch in der Periode des Schwingens eintritt. Denn zu Anfang dieser Periode wird der Fuss sich infolge des Abwickelns vom Boden in ausgesprochener Plantarflexion befinden, und im Laufe der Schwingung wird voraussichtlich im Fussgelenk Dorsalflexion stattfinden, und damit der Fuss in seine mittlere Haltung zum Unterschenkel zurückkehren, weil dieselbe die geringere Muskelaction erfordert. Dies ist denn auch thatsächlich der Fall, wie später noch nachgewiesen werden soll; in der Figur auf Tafel I ist es jedoch nicht so ausgesprochen und so deutlich zu erkennen, wie die bisher angeführten Thatsachen. —

In der Periode des Aufstehens eines Beines führt der Oberschenkel desselben bis kurz vor dem Ende dieser Periode im Grossen und Ganzen die Drehungen, welche er in der Periode des Schwingens zeigte, in umgekehrter Richtung und auch in umgekehrter Reihenfolge aus. Im Moment des Aufsetzens des Beines auf den Boden beginnt er eine kurze Drehung in der Richtung des Uhrzeigers. Dieselbe ist in der Figur auf Tafel I nicht zu

Digitized by Google

erkennen, weil die Phase des Aufsetzens, welche zwischen die Phasen 9 und 10 hineinfällt, nicht aufgezeichnet ist und daher nicht mit der folgenden (Nr. 10) verglichen werden kann. Auf diese Drehung folgt zunächst wieder eine kleine Drehung im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers, welche von einer reinen Parallelverschiebung nicht sehr verschieden ist, und dann dreht sich der Oberschenkel mit verhältnissmässig grosser Winkelgeschwindigkeit wieder im Sinne des Uhrzeigers. Diese letztere Drehung dauert genau bis zu dem Moment, in welchem das andere Bein sich auf den Boden aufsetzt. In der nun noch folgenden Periode des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine führt endlich der Oberschenkel wieder eine Drehung im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers aus. Daraus geht hervor, dass der Oberschenkel eines jeden Beines den grössten Winkel nach hinten mit der Verticalen bildet, während das Bein selbst auf dem Fussboden aufsteht und das andere Bein sich gerade auch auf den Boden aufsetzt. Wie weiter oben erwähnt wurde, ist dagegen der Winkel, den der Oberschenkel mit der Verticalen nach vorn bildet, in dem Moment am grössten, in welchem das eigene Bein sich selbst auf den Boden aufsetzt.

Der Unterschenkel dreht sich während der Periode des Aufstehens des Beines von Anfang bis zu Ende in demselben Sinne, nämlich in der Richtung des Uhrzeigers. Diese Drehung geht im Anfang ziemlich rasch von Statten, so dass der beim Aufsetzen weit nach vorn von der Verticalen abweichende Unterschenkel schon vertical steht, wenn sich der Fuss mit ganzer Sohle auf den Boden aufstellt. Die Drehung ist verhältnissmässig langsam in dem Zeitraum, in welchem der Fuss mit der ganzen Sohle auf dem Boden aufsteht, und sie nimmt zuletzt, während der Abwickelung des Fusses vom Boden, wieder ziemlich grosse Geschwindigkeit an.

Das ungleichmässige Verhalten der beiden oberen Abschnitte des Beines hat nun Bewegungen im Kniegelenk im Gefolge. Zunächst wird im Anfang der Periode des Aufstehens die Beugung des Kniegelenkes, welche die Periode des Schwingens beschloss, fortgesetzt, und zwar genau bis zu dem Moment, in welchem der Fuss sich mit der ganzen Sohle auf den Boden aufstellt. Dies folgt ohne Weiteres daraus, dass der Unterschenkel sich bis zu diesem Moment ziemlich schnell im Sinne des Uhrzeigers dreht,

Digitized by Google

während der Oberschenkel ganz zuerst sich zwar auch in diesem Sinne bewegt, aber mit weit geringerer Geschwindigkeit, dann aber sogar die entgegengesetzte Drehung annimmt. Während der Periode des Aufstehens des Fusses mit der ganzen Sohle findet nun Streckung des Kniegelenkes statt, weil beide Körpertheile sich in diesem Zeitraum in demselben Sinne drehen, der Oberschenkel aber jetzt schneller als der Unterschenkel. Endlich ist das Abwickeln des Fusses vom Boden wieder von einer sehr ausgesprochenen Beugung des Kniegelenkes begleitet, weil dabei der Oberschenkel sich zu Anfang zwar noch in demselben Sinne wie der Unterschenkel dreht, aber langsamer, zuletzt aber, in der Periode des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine, sich sogar im entgegengesetzten Sinne bewegt.

Die genaue Bewegung des Fusses während der Periode des Aufstehens lässt sich aus der Darstellung auf Tafel I nicht deutlich genug erkennen, denn die einzelnen Bewegungsphasen überdecken sich gegenseitig zu sehr, und der Maassstab der Zeichnung ist zu klein. Da nun aber gerade das Verhalten des Fusses für die Hervorbringung der Bewegung des ganzen Beines in der Periode des Aufstehens von entscheidender Bedeutung ist, während in der Periode des Schwingens der Fuss nur eine passive Rolle spielte, so ist die Bewegung des rechten Fusses während des Aufstehens auf den Tafeln II, III und IV für die drei Versuche noch in besonderer Weise zur Darstellung gekommen. Die drei Tafeln geben die Projection der Bewegung des I. Fussgelenkes, des Fussschwerpunktes und der Fussspitze auf die Gangebene in natürlicher Grösse wieder. Für die Darstellung sind dabei die alten Bewegungsphasen, welche durch die Photographie direct festgelegt waren, und nicht wie auf Tafel I die neu abgeleiteten Phasen, verwendet worden. Nur die beiden die Periode des Aufstehens begrenzenden Phasen, welche den Momenten R und S_r entsprechen, sind, so weit sie nicht mit einer durch die Photographie herausgegriffenen Bewegungsphase übereinstimmten, neu abgeleitet und in die Figuren eingezeichnet worden. Dies ist wenigstens zum Theil der Fall auf Tafel III und IV, während beim I. Versuch, welcher auf Tafel II verzeichnet ist, den Momenten R und S_r die ursprünglichen Phasen Nr. 10 und 25 entsprachen. In den abgeleiteten Begrenzungsphasen finden sich die drei Punkte des Fusses durch unterbrochene Linien verbunden, während bei allen anderen Phasen diese Ver-

bindung durch ununterbrochene Linien hergestellt ist. Endlich sind in den drei Figuren die Bahnen der drei ausgezeichneten Punkte des Fusses durch ebenfalls unterbrochen gezeichnete krumme Linien mit angedeutet worden. Ein Einzeichnen der Knochen, wie es auf Tafel I geschehen ist, wurde unterlassen, weil sonst die Deutlichkeit des Bildes wieder dadurch beeinträchtigt worden wäre. Es ist jedoch nicht schwer, sich aus der Lage der drei Punkte für jede Bewegungsphase die Stellung des Fusses zu vergegenwärtigen. Man hat dabei nur zu beachten, dass der Schwerpunkt des Fusses unter dem dritten Keilbeine, nahe dessen vorderem Rande[1]) zu suchen ist, und dass der als Fussspitze bezeichnete Punkt in Wirklichkeit 3 cm hinter dem vordersten Punkte des Fusses[2]) beim Versuchsindividuum lag.

Auf den drei Tafeln kann man nun ohne Mühe die drei Abschnitte der Periode des Aufstehens auseinanderhalten. Am besten geht dies, wenn man die Bahncurve des Fussschwerpunktes in's Auge fasst. Der Fuss dreht sich bekanntlich zuerst um einen annähernd festen Punkt seiner Hacke; darauf bleibt er längere Zeit nahezu in Ruhe, indem er dabei mit ganzer Sohle auf dem Boden aufsteht; endlich wickelt er sich vom Boden ab. Während er sich um die Hacke dreht, beschreibt sein Schwerpunkt einen deutlich ausgesprochenen Kreisbogen mit der Concavität nach unten und hinten. Nachdem darauf der Fuss sich mit der ganzen Sohle auf den Boden aufgestellt hat, bleibt der Schwerpunkt nahezu fest an seinem Ort bis zu dem Moment, in dem der Fuss beginnt, sich wieder vom Boden abzuwickeln. In diesem letzten Abschnitt der ganzen Periode beschreibt dann der Schwerpunkt des Fusses eine Curve, welche nach unten und vorn concav ist. Diese Curve ist nicht mehr ein reiner Kreisbogen, weil der Punkt, um welchen sich der Fuss dreht, nicht seine Lage beibehält, sondern allmählich immer weiter nach vorn auf der Sohle des Fusses wandert. Die Curve kann vielmehr mit grösserer Annäherung als Stück einer Cycloide aufgefasst werden, welche bekanntlich von einem Punkte beschrieben wird, der mit einem auf einer Geraden rollenden Kreise fest verbunden ist. Während der

1) Vgl. W. BRAUNE u. O. FISCHER, Ueber den Schwerpunkt des menschlichen Körpers. Abhandl. der math.-phys. Classe der Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XV No. VII S. 594.

2) Vgl. Der Gang des Menschen. I. Theil. S. 248. Z. 2 v. u.

Digitized by Google

Schwerpunkt des Fusses bei der Drehung um die Hacke seine Kreisbahn mit abnehmender Geschwindigkeit durchläuft, wird in der Periode des Abwickelns des Fusses vom Boden seine Bewegung in der Cycloidenbahn immer schneller.

Der Mittelpunkt des I. Fussgelenkes beschreibt im Grossen und Ganzen ähnliche Bahnen wie der Schwerpunkt. Nur ist sowohl der Kreisbogen als auch das Stück der Cycloide einmal etwas gestreckter und dann auch ausgedehnter als bei der Schwerpunktsbahn, weil das Fussgelenk in allen Fällen weiter vom momentanen Drehpunkt entfernt ist. Während des Aufstehens des Fusses mit der ganzen Sohle behält der Fussgelenkmittelpunkt nicht vollkommen seine Lage bei, sondern beschreibt einen, allerdings nur wenige Millimeter messenden Weg von hinten unten nach vorn oben. Auch der Schwerpunkt des Fusses blieb dabei nicht vollkommen fest, wenn auch seine Excursion noch geringer ausfiel. Das hat zum Theil darin seinen Grund, dass der Fuss sich in der Periode des Aufstehens nicht genau wie eine starre Masse verhält, sondern sich etwas unter Inanspruchnahme der Gelenke zwischen den einzelnen Knochen der Fusswurzelreihe deformirt, zum Theil wird es auch eine Folge davon sein, dass die Stelle grössten Druckes an der Fusssohle allmählich nach vorn wandert und eine successive kleine Senkung der vorderen und geringe Erhebung der hinteren Partien des Fusses verursacht.

Die Fussspitze beschreibt ebenfalls während der Drehung des Fusses um die Hacke einen Kreisbogen, der aber infolge der grösseren Entfernung vom Drehpunkte noch gestreckter und ausgedehnter ist wie der des Mittelpunktes vom Fussgelenk. Solange der Fuss mit der ganzen Sohle auf dem Boden aufsteht, bewegt sich die Fussspitze gewissermaassen in Fortsetzung des Kreisbogens noch weiter nach unten um eine Strecke, die nahezu doppelt so lang ist als der gleichzeitig vom Schwerpunkt des Fusses nach oben beschriebene Weg. Der ganze Fuss dreht sich in diesem Zeitraum, wie man übereinstimmend aus allen drei Tafeln erkennt, um einen Punkt der Verbindungslinie des Fussschwerpunktes mit dem als Fussspitze bezeichneten Punkte, welcher doppelt so weit von diesem als von jenem entfernt ist. Während des Abwickelns des Fusses vom Boden endlich beschreibt die Fussspitze wieder ein Stück einer cycloidenähnlichen Curve, welches aber in Folge der grösseren Nähe der Fussspitze an dem nach vorn schreitenden

Digitized by Google

Centrum der Rollung eine viel geringere Länge besitzt, als die Cycloidenbögen der beiden anderen Punkte des Fusses, und welches ausserdem nicht wie diese von hinten unten nach vorn oben, sondern von hinten oben nach vorn unten und weniger regelmässig verläuft.

Fasst man die Bewegung des Fusses als Ganzes während der Periode des Aufstehens in's Auge, so erkennt man, dass derselbe sich von Anfang bis zu Ende in demselben Sinne, nämlich von der rechten Seite aus gesehen in der Richtung des Uhrzeigers dreht. Diese Drehung ist zu Anfang verhältnissmässig geschwind, sie nimmt aber zunächst fortwährend an Geschwindigkeit ab, bis sie in der Periode des Aufstehens des Fusses mit der ganzen Sohle kaum noch zu merken ist. Während aber der Fuss sich darauf vom Boden abwickelt, steigt die Geschwindigkeit der Drehung wieder sehr schnell an.

Vergleicht man die drei Tafeln II, III und IV mit einander, so lässt sich wieder zwischen den beiden ersten Versuchen eine vollkommene Uebereinstimmung constatiren, wenn man in Rücksicht zieht, dass naturgemäss beim II. Versuch andere Bewegungsphasen durch die Photographie festgelegt sind wie beim ersten. Auch beim III. Versuch, bei dem ja das Versuchsindividuum das schwere Militärgepäck trug, stellen sich die Verhältnisse nur wenig anders wie bei den beiden ersten. Ein kleiner Unterschied ist nur in der Ausdehnung der drei Kreisbögen zu erkennen, welche während der Drehung des Fusses um die Hacke beschrieben werden; dieselbe ist beim III. Versuch etwas geringer als bei den beiden anderen. —

Das Fussgelenk führt in der Periode des Aufstehens in verschiedener Weise Gelenkbewegung aus. Zu Anfang erleidet es in der Projection auf die Gangebene Plantarflexion, da die Drehung des Fusses schneller stattfindet als die gleichsinnige Drehung des Unterschenkels. Diese Plantarflexion dauert jedoch, wie sich später zeigen wird, nur kurze Zeit. Etwa in der Mitte der Periode des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine wird sie von der antagonistischen Gelenkbewegung, also Dorsalflexion, abgelöst. Diese Dorsalflexion des Fusses schreitet fort bis in den ersten Theil der Periode des Abwickelns des Fusses vom Boden hinein. Zuletzt macht sie dann endlich einer sehr energischen Plantarflexion Platz, welche bis zum Beginn des Ablösens des Fusses vom Boden anhält. —

Digitized by Google

Aus der Kenntniss der Bewegungen der einzelnen Abschnitte des Beins lassen sich nun leicht die Bahncurven der verschiedenen Gelenkmittelpunkte ableiten. Man braucht zu diesem Zwecke nur von der oben ausführlich dargelegten Bahn des Mittelpunktes vom I. Fussgelenk in der Periode des Aufstehens des betreffenden Beins auszugehen, dann kann man sich mit Hülfe der Bewegung des Unterschenkels ohne Mühe die Bahncurve des Mittelpunktes vom Kniegelenk verschaffen. Aus dieser letzteren und der Bewegung des Oberschenkels resultirt dann weiter die Bahncurve des Hüftgelenkmittelpunktes in der Periode des Aufstehens. Zieht man ferner die im I. Theil der Untersuchung über den Gang des Menschen ausführlich beschriebenen Drehungen der Hüftlinie[1]) in Betracht, so gelangt man leicht auch zur Bahncurve des anderen Hüftgelenkmittelpunktes. Damit hat man aber, unter der Voraussetzung streng symmetrischen Verhaltens beider Beine, die ganze Gestalt der Curve des Hüftgelenkmittelpunktes während eines Doppelschrittes aufgeklärt, denn in die Periode des Aufstehens des einen Beins fällt die Periode des Schwingens des anderen vollständig hinein; es kommt zu letzterer sogar noch vorher und hinterher je eine Periode des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine hinzu, indem im Anfang der Periode des Aufstehens des einen Beins das andere noch kurze Zeit mit dem Boden in Berührung bleibt, und sich andererseits kurz vor Ende dieser Periode schon wieder auf den Boden aufgesetzt hat.

Kennt man nun die Bahn des Hüftgelenkmittelpunktes während des Schwingens des betreffenden Beins, so kann man von derselben ausgehend die Bahncurven des Kniegelenks, I. Fussgelenks und Fussschwerpunktes, bezüglich der Fussspitze, ableiten. So lässt sich das in diese Periode fallende Stück der Kniegelenkbahn auffassen als das Resultat der Bewegung des Hüftgelenkmittelpunktes und der gleichzeitigen Drehung des Oberschenkels. Die Bahncurve des I. Fussgelenks resultirt dann aus der Bahn des Mittelpunktes vom Kniegelenk in Verbindung mit der gleichzeitigen Drehung des Unterschenkels. Und die Bahn des Fussschwerpunktes, bezüglich der Fussspitze, entsteht aus der Bewegung des Mittelpunktes vom I. Fussgelenk und der dieselbe begleitenden Drehung des Fusses im Raume.

1) l. c. S. 282.

Die Bahncurve, welche der Mittelpunkt vom I. Fussgelenk während der Periode des Aufstehens des Beins beschreibt, zerfiel in drei deutlich von einander geschiedene Theile, eine Kreisbahn nach vorn und unten, eine nur wenige Millimeter ausgedehnte Kreisbahn nach oben und eine Cycloidenbahn nach vorn und oben. Die drei Theile entsprechen den drei Abschnitten der Periode des Aufstehens: der Drehung um die Hacke, dem Aufstehen mit ganzer Sohle auf dem Boden und dem Abwickeln des Fusses vom Boden. Würde der Unterschenkel in der Periode des Aufstehens seine Richtung im Raume beibehalten, also eine Parallelbewegung oder Translationsbewegung ausführen, so müsste jeder Punkt desselben, insbesondere der Mittelpunkt des Kniegelenks eine der Bahn des I. Fussgelenkmittelpunktes genau congruente Bahncurve beschreiben. Die Abweichung in der Gestalt beider Bahnen ist daher ausschliesslich Folge der Drehung des Unterschenkels.

Durch die Drehung allein, wenn sie genau parallel der Gangebene stattfände, würde der Mittelpunkt des Kniegelenks in eine Kreisbahn gezwungen sein. Diese Kreisbahn würde aber während der Drehung des Fusses um die Hacke von unten hinten nach vorn oben verlaufen, weil der Unterschenkel im Moment des Aufsetzens des Beins auf den Boden stark nach vorn gegen die Verticale geneigt ist, und erst zu Ende der Drehung um die Hacke gerade in die verticale Stellung übergeführt ist. Da nun die gleichzeitig vom Mittelpunkt des Fussgelenks beschriebene Kreisbahn von hinten oben nach vorn unten verläuft, so wird es verständlich, dass der Mittelpunkt des Kniegelenks, wie man aus Tafel I und noch deutlicher aus den Tafeln X und XI des I. Theils der Untersuchung über den Gang erkennt, sich nahezu horizontal in diesem Zeitraum bewegt. Nur am Ende desselben steigt die Bahn etwas an, weil zuletzt die Bewegung des Fussgelenkmittelpunktes in seiner Kreisbahn sehr langsam, dagegen die Drehung des Unterschenkels noch immer mit einer merklichen Geschwindigkeit vor sich geht.

In der Periode des Aufstehens mit ganzer Fusssohle ist die Bewegung des Fussgelenks gegenüber der Drehung des Unterschenkels so gering, dass sie ganz ausser Betracht gelassen werden kann. Der Mittelpunkt des Kniegelenks beschreibt daher in diesem Zeitraum einen Kreisbogen, der zu Anfang infolge der verticalen

Digitized by Google

Stellung des Unterschenkels horizontal gerichtet ist, sich aber dann nach vorn und unten neigt. Diese Bahn wird dadurch etwas in ihrer Gestalt modificirt, dass die Drehung des Unterschenkels nicht genau parallel der Gangebene stattfindet. Ihre Ausdehnung ist geringer als die Bahnstrecke, welche der Mittelpunkt des Kniegelenks während der kürzer dauernden Drehung um die Hacken beschreibt; dies hat darin seinen Grund, dass, wie schon oben erwähnt wurde, die Drehung des Unterschenkels während des Aufstehens des Fusses mit ganzer Sohle verhältnissmässig langsam vor sich geht.

In dem letzten Abschnitt der Periode des Aufstehens, in dem sich der Fuss vom Boden abwickelt, beschreibt der Mittelpunkt des Fussgelenks eine Cycloidenbahn von hinten unten nach vorn oben. Gleichzeitig bewegt sich der Mittelpunkt des Kniegelenks relativ zum Fussgelenk infolge der Drehung des Unterschenkels auf einer Kreisbahn, die stark von hinten oben nach vorn unten geneigt ist, weil schon zu Anfang der Unterschenkel merklich gegen die Verticale geneigt ist. Das Resultat ist ähnlich wie im ersten Zeitabschnitt der Periode des Aufstehens. Der Mittelpunkt des Kniegelenks beschreibt unter dem Einfluss der beiden Bewegungen im Grossen und Ganzen eine horizontale Bahn; dieselbe neigt sich erst in der zweiten Hälfte des Zeitraums deutlich unter die Horizontale, weil jetzt die Abwärtsbewegung der zum Fussgelenk relativen Bewegung des Kniegelenks über die Aufwärtsbewegung des Fussgelenks in seiner Cycloidenbahn überwiegt. Die Ausdehnung der Bahncurve in diesem dritten Abschnitt der Periode des Aufstehens ist ungefähr gerade so gross wie die Gesammtausdehnung der beiden Bahncurven, welche während der zwei ersten Abschnitte beschrieben werden.

Der Mittelpunkt des Hüftgelenks bewegt sich beim Gehen bekanntlich in einer doppelt gekrümmten Bahn, die sowohl in der Projection auf die Gangebene als auch in der Projection auf den horizontalen Fussboden die Form einer Wellenlinie besitzt. In der Horizontalprojection stimmt die Wellenlänge mit der Länge eines Doppelschrittes überein. Die Wellenlinie der Projection auf die Gangebene besteht bei jedem Hüftgelenkmittelpunkt innerhalb der Grenzen eines Doppelschrittes aus zwei Wellen, welche weder in ihrer Länge, noch in ihrer Gestalt vollkommen übereinstimmen. Das letztere war nur der Fall für die Bahn der Hüftlinienmitte,

Digitized by Google

bei welcher demnach die Wellenlänge in der Projection auf die Gangebene gleich der einfachen Schrittlänge, also gerade halb so gross als die Wellenlänge in der Horizontalprojection war. Die Ungleichheit in den beiden Theilen der auf die Gangebene projicirten Wellenlinie für einen Hüftgelenkmittelpunkt folgt aus den Drehungen der Hüftlinie. In der Periode des Aufstehens eines Beins wird etwas über eine Wellenlänge zurückgelegt. Im Moment des Aufsetzens des Beins befindet sich der zugehörige Hüftgelenkmittelpunkt gerade an der tiefsten Stelle eines Wellenthals; etwa in der Mitte der Periode des Aufstehens mit ganzer Fusssohle hat er den höchsten Punkt des folgenden Wellenberges erklommen, und im Moment des Aufsetzens des anderen Beins befindet er sich wieder im tiefsten Punkt eines Wellenthals. In der Periode des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine steigt dann der betreffende Hüftgelenkmittelpunkt schon wieder etwas in seiner Wellenlinie an. Alle diese Thatsachen lassen sich aus Tafel I oder auch aus den Tafeln X und XI des I. Theiles leicht nachweisen. Es kommt nun hier darauf an, die Wellenbahn des Hüftgelenkmittelpunktes in der Projection auf die Gangebene zunächst während der Periode des Aufstehens aus der Bewegung des Mittelpunktes vom Kniegelenk und der gleichzeitigen Drehung des Oberschenkels abzuleiten.

Im Moment des Aufsetzens des Beins besitzt der Oberschenkel die grösste Abweichung nach vorn von der Verticalen. Da auch der Unterschenkel nur wenig von seiner maximalen Abweichung von der Verticalen nach vorn entfernt ist, so wird es verständlich, dass in diesem Moment der Mittelpunkt des Hüftgelenks sich an seiner tiefsten Stelle befindet. Während der Drehung des Fusses um die Hacke beschrieb der Mittelpunkt des Kniegelenks eine zuerst horizontal verlaufende, dann etwas ansteigende Linie. Da in dieser Periode der Oberschenkel nur geringe Drehungen ausführt und daher sich nahezu parallel fortbewegt, so kann die Bahn des Hüftgelenkmittelpunktes nicht sehr von dieser Curve des Kniegelenks abweichen. So entsteht das erste Stück des ansteigenden Theiles der Wellenlinie bis etwa zum ansteigenden Knotenpunkt derselben. In dem Zeitraum des Aufstehens des Fusses mit der ganzen Sohle beschreibt das Kniegelenk einen nicht sehr ausgedehnten Kreisbogen. Der Oberschenkel dreht sich dabei im Sinne des Uhrzeigers aus einer mit dem Hüftende stark

Digitized by Google

nach hinten geneigten Stellung bis in eine nach vorn geneigte Lage. Bliebe das Kniegelenk an seinem Ort im Raume, so würde der Mittelpunkt des Hüftgelenks einen Kreisbogen beschreiben. Infolge der gleichzeitigen Bewegung des Kniegelenks nach vorn wird dieser Kreisbogen mehr in die Länge gezogen, und es entsteht der auf das Wellenthal folgende Wellenberg. In dem nun folgenden Zeitraum des Abwickelns des Fusses dreht sich der Oberschenkel zunächst noch in demselben Sinne weiter, aber mit immer mehr abnehmender Winkelgeschwindigkeit, bis diese Drehung im Moment des Aufsetzens des anderen Beins aufhört, um der entgegengesetzten Drehung Platz zu machen. Gleichzeitig bewegt sich das Kniegelenk nahezu horizontal fort. Daher beschreibt der Mittelpunkt des Hüftgelenks eine Linie nach abwärts, welche an Steilheit immer mehr abnimmt und zuletzt, d. h. im Moment des Aufsetzens des anderen Beins wie die Curve des Kniegelenks horizontal gerichtet ist. Damit ist wiederum die tiefste Stelle des folgenden Wellenthales erreicht worden. In dem noch fehlenden Zeitabschnitt der Periode des Abwickelns des Fusses vom Boden, welcher zusammenfällt mit der Periode des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine, dreht sich nun der Oberschenkel im entgegengesetzten Sinne. Da er zuletzt stark mit dem oberen Ende nach vorn geneigt war, so muss diese Drehung eine Erhebung des Hüftgelenks zur Folge haben, welche durch die kleine Senkung in der gleichzeitigen Bahn des Kniegelenks nicht vernichtet werden kann. Dies ist denn auch thatsächlich der Fall, und es entsteht wieder das auf den tiefsten Punkt folgende Stück des Wellenthales, welches allerdings sich nicht bis zum nächsten aufsteigenden Knotenpunkt der Wellenlinie erstreckt.

Aus der Bahn des Hüftgelenkmittelpunktes in der Periode des Aufstehens des gleichseitigen Beins lässt sich nun unter Berücksichtigung der Drehungen der Hüftlinie, d. h. also der Verbindungslinie der beiden Hüftgelenkmittelpunkte, leicht die Bahncurve ableiten, welche der Hüftgelenkmittelpunkt des anderen Beins beschreibt. Dies ist im I. Theil schon auseinander gesetzt worden, so dass es nicht nöthig ist, noch einmal ausführlich an dieser Stelle darauf einzugehen. Es soll hier nur hervorgehoben werden, dass die Abweichungen in der Gestalt der beiden gleichzeitig beschriebenen Hüftbahnen nicht sehr beträchtlich sind, weil die Excursionen, welche ein jedes Hüftgelenk in den Richtungen der drei

Digitized by Google

Coordinatenaxen (Gangrichtung, Seitenrichtung und verticale Richtung) im Raume ausführt, sehr viel grösser sind als die Bewegung eines jeden Hüftgelenks relativ zum anderen. Am meisten Einfluss auf die Abweichungen der beiden Hüftbahnen besitzt noch die Bewegung der Hüftlinie parallel der Horizontalebene, also die Drehung derselben um die verticale Axe. Im Moment des Aufsetzens eines Beins ist die Hüftlinie auf dieser Seite stark nach vorn gedreht, so dass der Hüftgelenkmittelpunkt der anderen Seite relativ zurückgeblieben ist. Das Umgekehrte findet natürlich statt, wenn das andere Bein sich vorn auf den Boden aufsetzt. Daraus folgt aber ohne Weiteres, dass der Theil der Hüftbahn, welcher zwischen dem Moment des Aufsetzens des einen und dem des Aufsetzens des anderen Beins liegt, auf der Seite desjenigen Beins mehr in die Länge gestreckt erscheint, welches in diesem Zeitraum seine Schwingung ausführt. Dies lässt sich auch leicht auf Tafel I erkennen. Denn zwischen *R* und *L* ist die Wellenbahn des linken (rothen) Hüftgelenkes länger als die des rechten.

In die Periode des Schwingens fällt nicht ganz ein zwischen zwei aufeinanderfolgenden tiefsten Stellen der Wellenthäler sich erstreckendes Stück der Wellenlinie, sondern es geht davon ab das Anfangsstück, welches der Periode des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine entspricht.

Aus der Gestalt der Hüftbahn in der Periode des Schwingens kann man nun weiter die Bahncurve des Kniegelenks in dieser Periode bestimmen, wenn man die gleichzeitige Drehung des Oberschenkels in Rücksicht zieht. Zu Anfang ist der Oberschenkel mit seinem unteren Ende nach hinten gegen die Verticale geneigt. Da er sich zunächst von der rechten Seite aus gesehen in der umgekehrten Richtung des Uhrzeigers dreht, so wird das Kniegelenk sich relativ zum Hüftgelenk im Anfang in einer nach vorn und abwärts gerichteten Kreisbahn bewegen. Da gleichzeitig das Hüftgelenk zunächst nur wenig in seiner Wellenbahn ansteigt, so wird demnach der Mittelpunkt des Kniegelenkes seine zuletzt während des Abwickelns des Fusses vom Boden nach vorn und etwas nach abwärts gerichtete Bewegung noch kurze Zeit fortsetzen. Der Umstand, dass der Oberschenkel bald die verticale Stellung passirt und die Drehung in der umgekehrten Richtung des Uhrzeigers während der ersten beiden Drittel der Periode des Schwingens fortsetzt, während gleichzeitig das Hüftgelenk sich in

Digitized by Google

der ersten Hälfte dieser Periode nach vorn und oben bewegt, bringt es mit sich, dass das Kniegelenk in seiner Bahn sehr bald den tiefsten Punkt erreicht und sich dann aufwärts bewegt. Diese Aufwärtsbewegung wird auch noch einige Zeit fortgesetzt, nachdem das Hüftgelenk den höchsten Punkt seines Wellenberges passirt hat, weil die noch immer andauernde Drehung des Oberschenkels in demselben Sinne das Kniegelenk mehr erhebt relativ zum Hüftgelenk, als das letztere gleichzeitig gesenkt wird. Schliesslich gleichen sich aber beide Momente aus, so dass nunmehr der Mittelpunkt des Kniegelenks seinen höchsten Stand erreicht hat. Der darauf folgende Theil der Bahn des Kniegelenkmittelpunktes ist nicht sehr verschieden von dem entsprechenden Stück der Hüftgelenkbahn, weil der Oberschenkel in dieser Zeit nur noch geringe Drehungen im einen und anderen Sinne ausführt, so dass er sich nahezu parallel fortbewegt. Die kurze Rückwärtsdrehung des Oberschenkels, welche oben beschrieben worden ist, hat nur zur Folge, dass der Mittelpunkt des Kniegelenkes noch etwas vor dem Aufsetzen des Beines seinen tiefsten Stand erreicht, während der Mittelpunkt des Hüftgelenkes genau in dem Moment des Aufsetzens die geringste Höhe über dem Fussboden besass.

Alles in Allem genommen kann man sagen, dass die Bahncurve, welche der Mittelpunkt des Kniegelenkes während der Periode des Schwingens des zugehörigen Beines beschreibt, die Gestalt einer in der Gangrichtung verzerrten Wellenlinie besitzt.

Die Bahn des Mittelpunktes vom I. Fussgelenk verhält sich in der Periode des Schwingens annähernd gerade umgekehrt wie die gleichzeitig beschriebene Bahn des zugehörigen Hüftgelenkmittelpunktes. Wo diese ein Maximum besitzt, befindet sich jene in der Nähe eines Minimums, und umgekehrt. Dieses entgegengesetzte Verhalten der beiden Bahncurven ist ausschliesslich Folge der Drehungen des Oberschenkels und Unterschenkels.

Im Anfang befindet sich die Hüftbahn in einem Minimum, die Kniebahn bewegt sich nahezu horizontal, nur wenig abwärts, die Bahn des I. Fussgelenks steigt dagegen zunächst in Fortsetzung der Cycloidenbahn am Ende der Periode des Aufstehens etwas an, infolge der noch kurze Zeit andauernden Rückwärtsdrehung des Unterschenkels, erreicht aber bald ihren höchsten

Digitized by Google

Punkt. Der Unterschenkel bildet dabei annähernd den grössten Winkel nach hinten mit der Verticalen. Während der nun folgenden Vorwärtsdrehung des Unterschenkels beschreibt der Mittelpunkt des I. Fussgelenkes eine stetig abfallende Bahn trotz des gleichzeitigen Ansteigens des Kniegelenks, weil die Senkung infolge der Drehung des Unterschenkels relativ zum Kniegelenk stärker ist als die sie begleitende Erhebung des Kniegelenks. Ungefähr in dem Moment, in dem der Unterschenkel vertical steht, hat das Fussgelenk seinen tiefsten Stand erreicht. Dies trifft aber nahezu zusammen mit der höchsten Erhebung des Kniegelenkes, und ist zeitlich nur wenig von dem letzten Maximum der Hüftbahn entfernt. Die Bahn des Kniegelenks fällt nun wieder ab, aber der Unterschenkel dreht sich mit verhältnissmässig grosser Geschwindigkeit weiter nach vorn. Daher ergibt sich als Resultat für das Fussgelenk eine, wenn auch nur sanft ansteigende Erhebung der Bahncurve; dieselbe hält solange an, als der Unterschenkel sich noch in demselben Sinne weiter dreht. Kurz vor dem Aufsetzen des Beins kehrt der Unterschenkel den Sinn seiner Drehung um und bewegt sich bis zuletzt, von der rechten Seite aus gesehen, im Sinne des Uhrzeigers. Diese Schlussdrehung hat eine Abwärtsbewegung des Mittelpunktes vom I. Fussgelenk zur Folge, weil das Kniegelenk sich dabei nur wenig erhebt. So ergibt sich denn kurz vor dem Aufsetzen des Fusses auf den Boden ein weiteres Maximum in der Bahn des Mittelpunktes vom I. Fussgelenk, während die Hüftbahn im Moment des Aufsetzens gerade ein Minimum zeigte. —

Damit ist im Grossen und Ganzen ein Ueberblick über die Bewegung der einzelnen Abschnitte der Beine, die Gestaltsänderungen derselben und das Zustandekommen der charakteristischen Bahncurven der Gelenkmittelpunkte gegeben, welcher später dazu beitragen wird, das Verständniss für die weiteren Details im Verhalten der unteren Extremitäten beim Gehen zu erleichtern. Dieser vorläufige Ueberblick kann indessen durchaus noch kein vollkommenes Bild von der Bewegung der Beine liefern, da er sich ja nur mit der Ansicht von der Seite oder, mit anderen Worten, mit der Projection des Bewegungsvorganges auf die Gangebene beschäftigt hat.

Bevor auf das genauere Studium dieser Verhältnisse eingegangen werden soll, wird es von Interesse sein, die in der

Digitized by Google

Mechanik der Gehwerkzeuge der Brüder Weber[1]) gegebene Beschreibung der Bewegung der unteren Extremitäten, welche zum Theil aus nur wenigen Versuchsdaten, zum Theil aus rein theoretischen Gesichtspunkten erschlossen werden musste, da den beiden Forschern das Hülfsmittel der Chronophotographie noch nicht zur Verfügung stand, auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Es ist eine Revision derselben um so nothwendiger, als die von den Brüdern Weber aufgestellten Bewegungsgesetze für sie den Ausgangspunkt zu ihrer Theorie des Gehens gebildet haben.

1) Göttingen, in der Dieterich'schen Buchhandlung 1836, oder Wilhelm Weber's Werke, Band VI. Berlin 1894.

Digitized by Google

Kritik der Beschreibung der Beinbewegungen, welche die Brüder Weber in ihrer Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge gegeben haben.

Auf der rechten Seite von Tafel I findet sich eine getreue Copie der Figur 3 auf Tafel XII der Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge vor. Es sind nur die beiden Theile der Figur, welche die Stellungen des Beines in der Periode des Aufstehens und des Schwingens desselben veranschaulichen sollen, mit einander vertauscht, damit man bequemer den Vergleich mit der darüber befindlichen Darstellung der Bewegungsphasen auf der linken Seite von Tafel I anstellen kann. Daher ist auch die von den Brüdern Weber vorgenommene Numerirung der aufeinanderfolgenden Phasen fortgelassen worden.

Schon ein flüchtiger Vergleich zeigt nun allerdings, dass die Darstellung der Brüder Weber nur in geringem Maasse den thatsächlichen Verhältnissen entspricht. Es würde auch ein Wunder sein, wenn es anders wäre; denn den beiden Forschern standen ja nur wenige empirische Daten über das Verhalten der Beine beim Gehen zur Verfügung. Ausser einigen Messungen über die Schrittlänge, über die Beinlänge bei verschiedener Streckung, die Länge des gestreckten hinteren Beines bei verschiedenen Geschwindigkeiten des Gehens, die Hebung der Füsse beim Gehen, der Höhe, in welcher sich die Femurköpfe über dem Fussboden beim Gehen befinden und der Grösse der verticalen Schwankungen derselben, der Schrittdauer, der Dauer der Schwingung und der Zeit des Aufstehens eines Beines u. a. waren sie durchaus auf theoretische Gesichtspunkte angewiesen. Ebensowenig wie man erwarten konnte, dass die Ansichten mit den Thatsachen genau übereinstimmten, welche sich Anatomen auf Grund gewisser Eigenschaften über die Structur bestimmter Gewebe gebildet hatten, bevor das Mikroskop es der histologischen Forschung ermöglichte, die Bauelemente

Digitized by Google

direct zu sehen, ebensowenig konnte man erwarten, dass die Ansichten der Wirklichkeit genau entsprachen, welche sich die Brüder Weber auf Grund der wenigen Daten, die sie durch directe Messung gewinnen konnten, über die successiven Stellungen der Beine gebildet hatten, bevor die Momentphotographie es der Forschung auf dem Gebiete der Bewegungsphysiologie ermöglichte, die einzelnen Bewegungsphasen direct zu fixiren. Sie mussten sich damit begnügen, eine Hypothese aufzustellen, welche sich mit den Resultaten ihrer Messungen in Uebereinstimmung befand. Und da ist es immerhin erstaunlich, dass sie trotz ihrer geringen Hülfsmittel für die Erforschung des complicirten Bewegungsvorganges doch so manche Thatsache richtig aufgedeckt haben. Es kann daher durch den Umstand, dass sich vieles in der Weber'schen Darstellung des ganzen Bewegungsvorganges mit Hülfe der Momentphotographie nicht bestätigen lässt, nicht im Geringsten die Bedeutung der Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge als eines klassischen Werkes, welches den ersten Versuch einer exacten Forschung auf dem Gebiete der Bewegungsphysiologie darstellt, herabgesetzt werden.

Bei der Vergleichung der beiden Figurenreihen auf Tafel I springt zunächst in die Augen, dass die Brüder Weber sich eine ganz falsche Vorstellung über das Verhalten des Unterschenkels gebildet hatten. Bei ihnen führt derselbe nur verhältnissmässig geringe Drehungen aus und ist vor allen Dingen stets, insbesondere auch im Moment des Aufsetzens des Beines, nach rückwärts gegen die Verticale geneigt, während doch in Wirklichkeit sich das Bein mit stark nach vorn ausgestrecktem Unterschenkel auf den Boden aufsetzt. Zu der verfehlten Anschauung über die Stellungen des Unterschenkels sind die Brüder Weber durch eine andere Annahme geführt worden, die sie aus theoretischen Gründen über die Einwirkung der Kräfte auf den Körper machen zu müssen glaubten.

Sie hielten es nämlich für absolut nothwendig, dass in demselben Moment, in welchem ein Bein seine Schwingung beginnt, das andere vertical steht (§ 121), wobei sie unter verticaler Lage des Beines diejenige verstehen, bei welcher die durch den Mittelpunkt des Femurkopfes gelegte Verticallinie den Punkt trifft, in dem der Fuss sich gegen den Boden stemmt (vgl. die Anmerkung zu § 8). Die Erfüllung dieser Bedingung erachteten sie im Inter-

Digitized by Google

esse des regelmässigen Ganges für so wichtig, dass sie dieselbe zu einer der drei Grundlagen ihrer Theorie des Gehens unter dem Namen „Princip der anfänglichen Stellung" (§ 125) gemacht haben. Das Princip der anfänglichen Stellung ist nun beim Gehen, sofern es sich nicht etwa um den allerersten Schritt handelt, auch nicht annähernd erfüllt. Man braucht sich nur die Darstellung auf der linken Seite von Tafel I, oder auf den Tafeln X und XI des I. Theiles, oder irgend eine der zahlreichen MAREY'schen, MUYBRIDGE'schen oder ANSCHÜTZ'schen Serien von Momentbildern des gehenden Menschen daraufhin anzusehen, um zu erkennen, dass in dem Augenblicke, in dem das hintere Bein den Boden verlässt, das vordere Bein durchaus nicht vertical auf dem Boden steht, sondern vielmehr sehr weit nach vorn ausgestreckt ist. Die Verticale durch den Mittelpunkt des Femurkopfes vom vorderen Bein geht weit nach hinten an dem Fuss vorbei; sie trifft den Boden in einem Punkte, welcher sogar noch weiter hinter der Fussspitze des vorderen liegt, als er nach vorn von der Fussspitze des sich eben in Schwingung setzenden hinteren Beines entfernt ist. Unter diesen Umständen kann natürlich selbst von einer nur angenäherten Gültigkeit des WEBER'schen Princips der anfänglichen Stellung keine Rede sein. Damit fällt aber einer der drei Grundpfeiler für die WEBER'sche Theorie des Gehens in sich zusammen.

Da das Aufsetzen eines Beins zeitlich kurz vor dem Anfang der Schwingung des anderen Beins liegt, so durfte infolge des Princips der anfänglichen Stellung das Bein schon beim Aufsetzen nur wenig von der verticalen Lage entfernt sein. Aus den Messungen über die Höhe, in welcher der Schenkelkopf über dem Fussboden beim Gehen getragen wird, folgte für die Brüder WEBER weiter, dass die verticale Stellung des Beins mit starker Beugung im Kniegelenk verbunden sein musste; und so kommen sie zu der falschen Anschauung über die Stellung des Unterschenkels im Moment des Aufsetzens und über die Haltung desselben während des vorausgehenden Schwingens des Beins.

Die fehlerhafte Stellung des Unterschenkels zu Anfang der Periode des Aufstehens scheint die Brüder WEBER weiter zu einer falschen Annahme über das gleichzeitige Verhalten des Fusses geführt zu haben. Bei ihrer Darstellung setzt sich nämlich der Fuss gleich mit der ganzen Sohle auf den Boden, während doch in Wirklichkeit, wie an jedem normal gehenden Menschen leicht

Digitized by Google

zu beobachten ist, zuerst nur die Hacke aufgesetzt wird, und die Fussspitze dabei stark erhoben ist. Eine solche Anfangsstellung des Fusses ist aber für den Fall, dass der Unterschenkel schon so weit mit dem oberen Ende nach vorn geneigt ist, wie es die Brüder Weber für den Moment des Aufsetzens annahmen, infolge der Grenzen, welche der Dorsalflexion des Fusses gesetzt sind, nicht möglich. Daher sahen sich jedenfalls die Brüder Weber veranlasst, den Fuss in ihrer Darstellung gleich mit der ganzen Sohle auf den Boden aufzusetzen.

Eine weitere Quelle von Fehlern resultirte aus der Ansicht der Brüder Weber über den Verlauf der von ihnen direct beobachteten und in ihrer Ausdehnung gemessenen verticalen Schwankungen. Sie nahmen an (§ 24), dass die Abwärtsbewegung des Rumpfes und der Schenkelköpfe bei jedem Schritte unmittelbar vor dem Augenblicke stattfindet, in dem ein Bein vertical zu stehen kommt, die darauf folgende Aufwärtsbewegung aber in diesem Augenblicke selbst, wie es auch in der Weber'schen Figur auf Tafel I in der zur Periode des Aufstehens gehörenden Gruppe zur Darstellung gekommen ist. Im Uebrigen nahmen sie an, dass die Schenkelköpfe sich immer in ein- und derselben Horizontalebene bewegen. Dies entspricht nun den Thatsachen keineswegs. Denn das Hüftgelenk bewegt sich von dem Moment des Aufsetzens an, wo das Bein, wie oben auseinandergesetzt wurde, noch sehr weit von der verticalen Stellung entfernt ist, stetig aufwärts und hat in dem Augenblick, in dem das Bein vertical steht, schon seine grösste Höhe erreicht. Von da an geht die Bewegung wieder stetig abwärts bis kurz vor dem Moment, in dem das Bein seine Schwingung beginnt. Während der Schwingung bewegt sich dann das Hüftgelenk zunächst wieder nach oben bis etwa in die Mitte der Periode des Schwingens, wo der Schwerpunkt des Fusses sich vertical unter dem Hüftgelenk vorbei bewegt, und darauf fällt es stetig wieder nach unten bis zum Moment des Aufsetzens. Abgesehen von den früher beschriebenen verticalen Schwankungen der Hüftlinie, welche im Vergleich zu der Auf- und Abwärtsbewegung der Hüftgelenke nur gering sind, macht das andere Hüftgelenk und infolgedessen auch der Rumpf diese Bewegungen mit.

Aus ihrer Ansicht, dass die Schenkelköpfe fast in gerader Linie fortbewegt werden müssten (§ 92), und höchstens kurz vor der verticalen Stellung des aufgesetzten Beins etwas fallen könnten

(§ 121), weil das Bein, indem es zur verticalen Lage komme, den Oberkörper ohne störenden Einfluss auf die horizontale Fortbewegung sogleich wieder zur früheren Höhe zurückführen könne, leiteten die Brüder WEBER ein zweites Grundprincip für das Zustandekommen des Ganges ab. Sie folgerten nämlich hieraus (§ 92), „dass die den menschlichen Körper beim Gehen unterstützende und fortbewegende Streckkraft des stemmenden Beins auf eine solche Weise wirken müsse, dass, ungeachtet sich die Stellung des Beins ändere, doch seine Streckkraft, nach verticaler Richtung geschätzt, der Schwerkraft des Körpers nahe gleich sei, so dass dieser weder beträchtlich herabfallen, noch in die Höhe steigen könne." Sie nannten diese Bedingung das „Princip des Maasses der Anstrengung" (§ 125). In dem II. Theil der vorliegenden Untersuchung über den Gang des Menschen ist nun diese verticale Componente der Streckkraft des Beins, welche sich in dem normalen Druck gegen den Fussboden äussert, aus den verticalen Beschleunigungen des Gesammtschwerpunktes abgeleitet worden. Die Resultate dieser Untersuchung finden sich dort für die drei Versuche in den Tabellen 17 und 18 auf S. 124 u. 125 niedergelegt. Das Gewicht des Körpers betrug für die beiden ersten Versuche 58,7 kg. Aus der Tabelle 18 geht aber hervor, dass der normale Druck gegen den Fussboden sich zwischen den Grenzen von abgerundet 15 kg und 82 kg bewegt. Beim III. Versuch war das Gewicht des Körpers infolge der Belastung durch das Militärgepäck auf abgerundet 82 kg gesteigert; in diesem Falle betrugen die äussersten Grenzen für den normalen Druck gegen den Boden abgerundet 39 kg und 123 kg. Man sieht also, dass in beiden Fällen der normale Druck oder, mit anderen Worten, die vertikale Componente der Streckkraft des Beins im Verlaufe eines Doppelschrittes einerseits bis unter die Hälfte der Schwerkraft des Körpers heruntersinkt, und auf der anderen Seite ca. um die Hälfte der Schwerkraft über dieselbe hinaus anwächst. Daraus geht aber hervor, dass auch das WEBER'sche Princip des Maasses der Anstrengung nicht aufrecht erhalten werden kann.

Schliesslich kann man sich davon überzeugen, dass auch das dritte Princip, welches den Brüdern WEBER zur Grundlage ihrer Theorie des Gehens gedient hat, das sie als „Princip der Richtung der Streckung" (§ 125) bezeichnen, keine strenge Geltung hat. Dieses Princip behauptet, dass die Richtung der Streckkraft

Digitized by Google

immer durch den Mittelpunkt (Gesammtschwerpunkt) des Körpers und den Fusspunkt des stemmenden Beins geht. Mit anderen Worten würde das Princip aussagen, dass die Richtung des Druckes, den wir mit unseren Beinen gegen den Boden ausüben, nach rückwärts verlängert, immer durch den Gesammtschwerpunkt des Körpers hindurchgeht. Die in die Gangrichtung und Seitenrichtung fallenden Componenten dieses Druckes sind aus Tabelle 16 (S. 123), und die verticale Componente, wie oben schon angeführt, aus Tabelle 17 (S. 124) des II. Theiles für jede der 31 Bewegungsphasen abzulesen. Man hat nur die sämmtlichen in diesen Tabellen angegebenen Vorzeichen in ihr Gegentheil umzukehren, wie im letzten Abschnitt auf S. 126 des II. Theiles auseinandergesetzt worden ist. Eine ausführliche Untersuchung, auf welche hier vorläufig nicht näher eingegangen werden kann, ergibt nun, dass die Resultante aus diesen drei Componenten keineswegs immer durch den Gesammtschwerpunkt des Körpers hindurchgeht.

So zeigt sich denn, dass alle drei Grundpfeiler, auf welche die Brüder Weber ihre Theorie des Gehens aufbauten, nicht genügend fundirt waren, um auf ihnen ein Gebäude von ewiger Dauer errichten zu können. Die Weber'sche Theorie ist daher heute nicht mehr mit den Thatsachen, welche die Momentphotographie aufgedeckt hat, in Uebereinstimmung zu bringen. Sie entspricht einem idealen Falle, der sich beim Menschen nicht verwirklicht findet, indem sie nicht, wie es den thatsächlichen Verhältnissen entspricht, eine theils beschleunigte, theils verzögerte Bewegung des Gesammtschwerpunktes auf doppelt gekrümmter Bahn, sondern eine gleichförmige Bewegung desselben in constanter horizontaler Richtung voraussetzt. Unter der Annahme solcher idealer Verhältnisse stellt sie aber ein Muster von exacter Behandlung eines Naturvorganges dar. Sie wird daher immerhin als Vorbild für jede andere Theorie des Gehens dienen können, welche sich auf den inzwischen gewonnenen Thatsachen aufbaut.

Zum besseren Verständniss der neuen Ergebnisse für den Wechsel der Haltungen der Beine beim Gehen wird es von Vortheil sein, unter Bezugnahme auf die Weber'sche Darstellung noch einige abweichende Einzelheiten hervorzuheben.

Die Brüder Weber geben an (§ 8), dass das auf dem Boden stehende Bein in dem Augenblick am meisten verkürzt ist, in

Digitized by Google

welchem der Mittelpunkt des Schenkelkopfes sich senkrecht über der Ferse befindet. Dies stimmt nur annähernd, denn das Kniegelenk ist in der Periode des Aufstehens in dem Moment am meisten gebeugt, in dem sich der Fuss mit der ganzen Sohle auf den Boden aufsetzt, wie oben auseinandergesetzt worden ist. In dieser Stellung geht aber, wie man aus Tafel I erkennt, die Verticale durch den Mittelpunkt des Hüftgelenks noch hinter dem aufgesetzten Fuss vorbei. Das Kniegelenk beginnt nun schon von hier an seine Streckung, während die Brüder Weber annahmen (§ 14), dass dies erst geschieht, wenn der Rumpf so weit vorgerückt ist, dass der Theil des Fusses, mit dem sich das Bein auf den Boden stützt, hinter der Verticalen des Schenkelkopfs liegt. Weiterhin behaupten die Brüder Weber (§ 14), dass nun das Bein seine Streckung im Kniegelenk bis zum Ende der Periode des Aufstehens fortsetzt. Dies widerspricht der weiter oben hervorgehobenen Thatsache, dass das Kniegelenk in dem ganzen Zeitraum des Abwickelns des Fusses vom Boden wieder stetig gebeugt wird, so dass das Bein mit der stärksten Beugestellung des Kniegelenks den Boden verlässt, welche überhaupt in der Periode des Aufstehens vorkommt.

Für die Periode des Schwingens nehmen die Brüder Weber an (§ 17), dass das Kniegelenk zunächst während des grössten Theils dieses Zeitraums gebeugt und erst dann gestreckt wird, wenn der Zeitpunkt kommt, wo die Schwingung endigt und das Bein auf den Boden gesetzt werden soll. „Wir verlängern es dann, indem wir das Bein im Knie so lange strecken, bis es den Fussboden berührt.“ In Wirklichkeit verhält es sich aber so, dass das Kniegelenk im Anfang nur kurze Zeit gebeugt, während des grössten Theiles des Zeitraums des Schwingens aber gestreckt, und schliesslich am Ende bis zu dem Moment des Aufsetzens des Beins auf den Boden gerade wieder gebeugt wird.

Digitized by Google

Ableitung der Winkelcoordinaten für die Abschnitte der unteren Extremitäten.

Die bisherigen Betrachtungen haben einen orientirenden Ueberblick über den Wechsel der Stellungen eines jeden Beins im Verlauf eines Doppelschrittes ergeben. Für die weitere Untersuchung ist es nun nöthig, die successiven Stellungen der Beine durch genauere Angaben festzulegen, damit man in der Lage ist, die von ihnen abhängenden Drehungsmomente der Schwere und die Drehungsmomente der Muskeln bis auf die vorläufig noch unbekannten physiologischen Factoren zu berechnen, und die Winkelgeschwindigkeiten und Winkelbeschleunigungen der Drehungen der einzelnen Körpertheile abzuleiten.

Die Stellung eines jeden Körpertheils ist allerdings schon für sämmtliche Bewegungsphasen durch die im I. Theil niedergelegten rechtwinkligen Coordinaten aller an ihm befindlichen Gelenkmittelpunkte festgelegt. Die weiter oben angegebenen Relationen zwischen den Bewegungen der Körpertheile und den an ihnen angreifenden Kräften, welche die Grundlage für die weitere Untersuchung bilden sollen, befassen sich fast ausschliesslich mit den Drehungen der Körpertheile. Es würde nun die Untersuchung nur unnöthig erschweren und compliciren, wenn man für die Bestimmung der Winkelgeschwindigkeiten und Winkelbeschleunigungen ausschliesslich die rechtwinkligen Coordinaten der Gelenkmittelpunkte verwenden wollte. Es empfiehlt sich vielmehr, zu diesem Zwecke Winkel einzuführen, welche speciell für die Theile der unteren Extremitäten die Richtung der Längsaxe eines jeden eindeutig festlegen. Durch die Richtungen der Längsaxen der sämmtlichen Abschnitte eines Beins ist aber im Allgemeinen die Haltung des ganzen Beins schon vollkommen bestimmt, weil die Orientirung eines jeden Theils um seine Längsaxe in der Regel durch die Richtung der Längsaxen der Nachbar-

glieder gegeben ist. Diese Winkelcoordinaten, wie man sie nennen kann, müssen sich natürlich mit Hülfe der rechtwinkligen Coordinaten berechnen lassen, da ja durch die letzteren die Richtung der Längsaxe eines Körpertheils eindeutig festgelegt ist. Die Einführung der Winkelcoordinaten bietet aber den grossen Vortheil, dass man zur Bestimmung der Richtung der Längsaxe eines Beinabschnittes nur zwei von einander unabhängige Winkel nöthig hat, während dieselbe unter Verwendung der rechtwinkligen Coordinaten im Allgemeinen sechs Coordinaten, nämlich drei für jeden Gelenkmittelpunkt, erfordern würde.

Es lassen sich verschiedene Paare von Winkeln für den angedeuteten Zweck herausgreifen. So kann man die Winkel verwenden, welche die Projection der betreffenden Längsaxe auf zwei verschiedene Ebenen mit Geraden dieser Ebenen bilden. Man kann z. B. die Längsaxe sowohl auf die Gangebene als auch auf die zur Gangrichtung senkrechte Ebene projiciren und dann für beide Projectionen den Winkel messen, den sie mit der verticalen Richtung bilden. Es lassen sich aber auch zwei von einander unabhängige Winkelcoordinaten auf die Weise erhalten, dass man einerseits den Winkel bestimmt, welchen die Längsaxe selbst mit der verticalen Richtung des Raumes bildet, und andererseits die Winkelabweichung der durch die Längsaxe gehenden Verticalebene von der ebenfalls verticalen Gangebene feststellt. Da beide Methoden ihre besonderen Vorzüge darbieten, so sollen sie auch beide im Folgenden zur Verwendung kommen.

Zur Ableitung der Winkel denke man sich die betreffende Längsaxe mit dem Mittelpunkt ihres proximalen Gelenkes unter Beibehaltung ihrer Richtung nach dem Anfangspunkt eines rechtwinkligen Coordinatensystems verlegt, dessen positive X-Axe, Y-Achse und Z-Achse bezüglich die Gangrichtung, die Seitenrichtung nach rechts und die verticale Richtung nach oben besitzen möge. Dieses Coordinatensystem braucht nicht unbedingt mit dem rechtwinkligen Coordinatensystem identisch zu sein, auf welches der ganze Bewegungsvorgang bezogen worden ist, es muss aber infolge der Festsetzung über die Richtungen seiner Axen auf alle Fälle mit demselben parallel sein. Der Mittelpunkt P des distalen Gelenks (vgl. die folgende Figur 2) besitzt dann, wie man leicht einsehen wird, in diesem Coordinatensystem die drei Coordinaten $x_d - x_p$, $y_d - y_p$ und $z_d - z_p$, wenn man

Digitized by Google

unter x_p, y_p, z_p die auf das ursprüngliche System bezogenen Coordinaten des proximalen, und unter x_d, y_d, z_d die des distalen Gelenkmittelpunktes versteht. Die Werthe dieser Coordinaten finden sich für die Mittelpunkte sämmtlicher Gelenke und für alle drei Versuche in den Tabellen 10, 11 und 12 (S. 258—263) des I. Theils der Untersuchung über den Gang des Menschen niedergelegt.

Bezeichnet man mit P' die Projection des Punktes P auf die der Gangebene parallele Coordinatenebene (XZ-Ebene), mit P'' die Projection von P auf die zur Gangrichtung senkrechte Coordinatenebene (YZ-Ebene) und mit V die Projection von P auf die Z-Axe, so stellen OP', OP'' und OV die Projectionen der Längsaxe OP auf die Gangebene, die zur Gangrichtung senkrechte Ebene und die verticale Coordinatenaxe dar. Die Winkel, welche die Projectionen OP' und OP'' mit der von O nach unten gerichteten Verticalen bilden, seien φ und ψ. Ferner bilde die Verticalebene durch OP (Ebene des Dreiecks OPV) mit der Gangebene den Winkel α, und die Richtung der Längsaxe OP selbst mit der von O nach unten gerichteten Verticalen den Winkel ε. Dann wird durch je zwei der vier Winkel die Richtung der betreffenden Längsaxe im Raume eindeutig bestimmt. Man kann also z. B. φ und ψ oder auch die beiden Winkel α und ε als Winkelcoordinaten für die Richtung der Längsaxe auffassen.

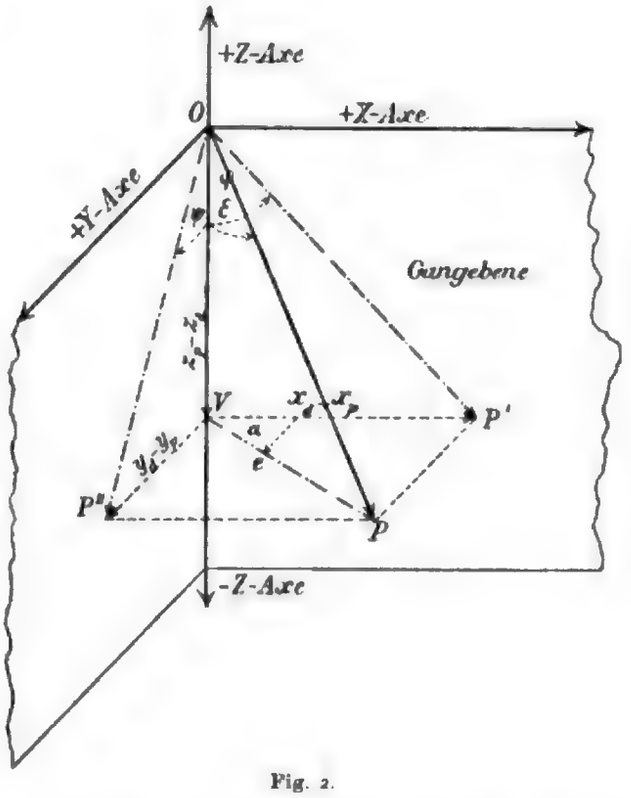


Fig. 2.

Zur Bestimmung des Paares φ, ψ hat man, wie aus Figur 2 ohne Weiteres ersichtlich ist, die Relationen

$$\operatorname{tg}\varphi = \frac{x_d - x_p}{z_p - z_d} \quad \text{und} \quad \operatorname{tg}\psi = \frac{y_d - y_p}{z_p - z_d}.$$

Digitized by Google

Es ist dabei zu beachten, dass im Nenner der Formeln als Minuend die zum Mittelpunkt des proximalen Gelenks gehörende verticale Coordinate steht, weil unter φ und ψ die Winkel verstanden werden sollen, welche die Projectionen der in distaler Richtung genommenen Längsaxe auf die beiden Coordinatenebenen mit der negativen Richtung der Z-Axe bilden. Dabei ergibt sich für φ ein positiver oder negativer Werth, je nachdem die betreffende Längsaxe in der Projection auf die Gangebene nach vorn oder hinten von der nach unten gerichteten Verticalen abweicht. Ferner besitzt ψ einen positiven oder negativen Werth, je nachdem die Längsaxe in der Projection auf die zur Gangrichtung senkrechte Ebene nach rechts oder links von der nach unten gerichteten Verticalen abweicht.

Ferner ergibt sich ohne Weiteres zur Berechnung von α die Formel

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{y_d - y_p}{x_d - x_p}.$$

Dabei erhält α einen positiven Werth, wenn die Verticalebene durch die Längsaxe gegen den vorderen Theil der Gangebene von oben gesehen im Sinne des Uhrzeigers gedreht erscheint, und zwar um einen Winkel, der kleiner ist als 180^0, weil für Winkel über 180^0 besser α negativ genommen wird.

Der Winkel ε kommt in dem rechtwinkligen Dreieck OPV vor. Bezeichnet man den Abstand PV des Punktes P von der verticalen Z-Axe mit e, so ergibt sich zunächst

$$\operatorname{tg} \varepsilon = \frac{e}{z_p - z_d}.$$

Nun folgt aber aus dem Dreieck $PP'V$

$$e = \frac{x_d - x_p}{\cos \alpha} = \frac{y_d - y_p}{\sin \alpha}.$$

Setzt man einen dieser Werthe in die Formel für $tg\,\varepsilon$ ein und beachtet gleichzeitig die obigen Formeln für $\operatorname{tg} \varphi$ und $\operatorname{tg} \psi$, so ergibt sich schliesslich zur Berechnung von ε aus den Winkeln φ und α, bezüglich ψ und α, die Formel

$$\operatorname{tg} \varepsilon = \frac{\operatorname{tg} \varphi}{\cos \alpha} = \frac{\operatorname{tg} \psi}{\sin \alpha}.$$

Für ε ist ein Vorzeichen nicht erforderlich.

Mit Hülfe dieser Formeln sind nun beiderseits für die Längsaxe des Oberschenkels und Unterschenkels und für die Verbindungslinie des Mittelpunktes vom I. Fussgelenk mit dem Schwerpunkt des Fusses zu sämmtlichen 31 Bewegungsphasen von allen drei Versuchen die Werthe der vier Winkel φ, ψ, α und ε berechnet, und die Resultate in den folgenden Tabellen 2, 3 und 4 niedergelegt worden. Dabei tragen die zu einem Körpertheil gehörenden Winkel die Nummer als Index, welche schon früher für das betreffende Glied verwendet worden ist. Es sind nämlich dem Oberschenkel, Unterschenkel und Fuss des rechten Beins bezüglich die Nummern 2, 4 und 6 und den entsprechenden Gliedern des linken Beins bezüglich die Nummern 3, 5 und 7 zugetheilt worden.

Tabelle 2. I. Versuch.

Nr.	Oberschenkel rechts φ_2	ψ_2	α_2	ε_2	Oberschenkel links φ_3	ψ_3	α_3	ε_3	Nr.
1	− 0° 20′	+ 6° 18′	+ 92° 58′	6° 20′	+ 17° 0′	+ 0° 11′	+ 0° 34′	17° 0′	1
2	+ 7° 4′	+ 5° 32′	+ 38° 0′	8° 56′	+ 10° 47′	− 0° 2′	− 0° 10′	10° 47′	2
3	+ 13° 49′	+ 4° 57′	+ 19° 25′	14° 37′	+ 4° 25′	+ 0° 28′	+ 5° 58′	4° 27′	3
4	+ 19° 9′	+ 4° 9′	+ 11° 47′	19° 32′	− 1° 52′	+ 1° 10′	+ 148° 5′	2° 11′	4
5	+ 23° 22′	+ 3° 18′	+ 7° 37′	23° 33′	− 7° 30′	+ 2° 2′	+ 164° 54′	7° 46′	5
6	+ 26° 7′	+ 2° 39′	+ 5° 23′	26° 13′	− 12° 26′	+ 2° 35′	+ 168° 24′	12° 41′	6
7	+ 26° 43′	+ 1° 24′	+ 2° 46′	26° 44′	− 16° 41′	+ 3° 8′	+ 169° 39′	16° 56′	7
8	+ 26° 35′	− 0° 12′	− 0° 25′	26° 35′	− 20° 37′	+ 3° 15′	+ 171° 26′	20° 50′	8
9	+ 27° 41′	− 0° 26′	− 0° 49′	27° 41′	− 23° 17′	+ 2° 27′	+ 174° 19′	23° 24′	9
10	+ 30° 19′	+ 0° 15′	+ 0° 26′	30° 19′	− 24° 17′	+ 0° 44′	+ 178° 22′	24° 17′	10
11	+ 28° 38′	+ 0° 21′	+ 0° 39′	28° 38′	− 23° 44′	− 1° 51′	− 175° 48′	23° 48′	11
12	+ 28° 44′	+ 2° 7′	+ 3° 52′	28° 48′	− 19° 4′	− 4° 43′	− 166° 33′	19° 34′	12
13	+ 27° 3′	+ 1° 21′	+ 2° 38′	27° 5′	− 11° 26′	− 6° 10′	− 151° 52′	12° 55′	13
14	+ 20° 30′	+ 0° 51′	+ 2° 18′	20° 31′	− 3° 36′	− 6° 44′	− 118° 6′	7° 37′	14
15	+ 13° 19′	− 0° 36′	− 2° 32′	13° 20′	+ 4° 4′	− 6° 31′	− 58° 3′	7° 40′	15
16	+ 6° 48′	− 1° 55′	− 15° 44′	7° 4′	+ 9° 7′	− 6° 17′	− 34° 28′	11° 1′	16
17	+ 0° 50′	− 2° 41′	− 72° 36′	2° 49′	+ 16° 5′	− 5° 40′	− 19° 0′	16° 57′	17
18	− 4° 48′	− 3° 4′	− 147° 26′	5° 42′	+ 20° 38′	− 4° 37′	− 12° 6′	21° 4′	18
19	− 10° 9′	− 3° 17′	− 162° 12′	10° 39′	+ 23° 25′	− 3° 33′	− 8° 9′	23° 38′	19
20	− 14° 18′	− 3° 48′	− 165° 25′	14° 45′	+ 23° 20′	− 2° 8′	− 4° 57′	23° 25′	20
21	− 18° 19′	− 3° 45′	− 168° 48′	18° 39′	+ 21° 34′	− 0° 27′	− 1° 9′	21° 34′	21
22	− 20° 57′	− 2° 53′	− 172° 29′	21° 7′	+ 22° 13′	+ 0° 6′	+ 0° 14′	22° 13′	22
23	− 21° 53′	− 1° 23′	− 176° 34′	21° 55′	+ 25° 37′	− 0° 47′	− 1° 37′	25° 38′	23
24	− 21° 20′	+ 1° 3′	+ 177° 18′	21° 21′	+ 22° 23′	− 0° 44′	− 1° 46′	22° 23′	24
25	− 16° 32′	+ 3° 51′	+ 167° 13′	16° 56′	+ 21° 58′	− 0° 51′	− 2° 6′	21° 59′	25
26	− 7° 45′	+ 4° 37′	+ 149° 20′	9° 0′	+ 21° 19′	− 1° 24′	− 3° 36′	21° 21′	26
27	− 0° 9′	+ 4° 10′	+ 91° 56′	4° 11′	+ 15° 20′	− 0° 54′	− 3° 15′	15° 22′	27
28	+ 6° 44′	+ 3° 59′	+ 30° 32′	7° 49′	+ 9° 0′	− 0° 40′	− 4° 9′	9° 1′	28
29	+ 12° 15′	+ 3° 35′	+ 16° 5′	12° 44′	+ 2° 56′	+ 0° 9′	+ 3° 1′	2° 56′	29
30	+ 17° 47′	+ 3° 25′	+ 10° 33′	18° 4′	− 2° 34′	+ 0° 27′	+ 170° 9′	2° 36′	30
31	+ 21° 49′	+ 3° 32′	+ 8° 47′	22° 3′	− 7° 37′	+ 0° 39′	+ 175° 11′	7° 38′	31

Digitized by Google

Unterschenkel

Nr.	rechts				links				Nr.
	φ_4	ψ_4	α_4	s_4	φ_3	ψ_3	α_3	s_3	
1	− 57° 6′	− 9° 11′	− 174° 2′	57° 15′	+ 2° 30′	+ 7° 4′	+ 70° 38′	7° 29′	1
2	− 52° 8′	− 7° 36′	− 174° 4′	52° 17′	+ 0° 12′	+ 7° 10′	+ 88° 22′	7° 11′	2
3	− 42° 56′	− 6° 27′	− 173° 4′	43° 9′	− 1° 43′	+ 6° 36′	+ 104° 31′	6° 49′	3
4	− 31° 13′	− 5° 15′	− 171° 23′	31° 30′	− 3° 22′	+ 5° 50′	+ 119° 54′	6° 43′	4
5	− 17° 31′	− 4° 25′	− 166° 15′	18° 0′	− 5° 36′	+ 5° 8′	+ 137° 25′	7° 34′	5
6	− 2° 50′	− 3° 45′	− 126° 57′	4° 42′	− 8° 35′	+ 4° 51′	+ 150° 40′	9° 50′	6
7	+ 12° 48′	− 2° 15′	− 9° 50′	12° 59′	− 12° 25′	+ 4° 39′	+ 159° 45′	13° 13′	7
8	+ 26° 22′	+ 0° 21′	+ 0° 42′	26° 22′	− 17° 10′	+ 4° 38′	+ 165° 19′	17° 43′	8
9	+ 28° 9′	− 0° 5′	− 0° 8′	28° 9′	− 22° 42′	+ 4° 47′	+ 168° 41′	23° 6′	9
10	+ 19° 39′	− 2° 48′	− 7° 48′	19° 49′	− 29° 8′	+ 5° 12′	+ 170° 44′	29° 27′	10
11	+ 15° 32′	− 3° 55′	− 13° 50′	15° 58′	− 36° 14′	+ 5° 56′	+ 171° 56′	36° 30′	11
12	+ 6° 39′	− 6° 26′	− 44° 5′	9° 13′	− 44° 31′	+ 8° 16′	+ 171° 36′	44° 50′	12
13	− 0° 21′	− 7° 9′	− 92° 48′	7° 9′	− 52° 3′	+ 9° 47′	+ 172° 20′	52° 18′	13
14	− 2° 48′	− 7° 46′	− 109° 44′	8° 14′	− 53° 8′	+ 9° 44′	+ 172° 40′	53° 21′	14
15	− 4° 4′	− 7° 5′	− 119° 46′	8° 9′	− 46° 57′	+ 8° 26′	+ 172° 7′	47° 14′	15
16	− 5° 2′	− 6° 1′	− 129° 52′	7° 49′	− 38° 42′	+ 7° 40′	+ 170° 28′	39° 5′	16
17	− 6° 29′	− 5° 13′	− 141° 14′	8° 17′	− 26° 45′	+ 6° 34′	+ 167° 8′	27° 21′	17
18	− 8° 16′	− 4° 40′	− 150° 39′	9° 28′	− 14° 42′	+ 5° 26′	+ 160° 5′	15° 35′	18
19	− 11° 0′	− 4° 27′	− 158° 9′	11° 49′	− 0° 26′	+ 4° 15′	+ 95° 54′	4° 17′	19
20	− 14° 57′	− 3° 52′	− 165° 50′	15° 24′	+ 15° 15′	+ 2° 32′	+ 9° 12′	15° 27′	20
21	− 18° 57′	− 3° 54′	− 168° 45′	19° 17′	+ 28° 12′	+ 0° 1′	+ 0° 2′	28° 12′	21
22	− 24° 18′	− 4° 4′	− 171° 2′	24° 33′	+ 29° 35′	− 0° 3′	− 0° 5′	29° 35′	22
23	− 31° 9′	− 4° 36′	− 172° 25′	31° 23′	+ 20° 30′	+ 2° 21′	+ 6° 15′	20° 37′	23
24	− 38° 35′	− 6° 29′	− 171° 53′	38° 52′	+ 18° 27′	+ 3° 0′	+ 8° 56′	18° 40′	24
25	− 47° 30′	− 9° 40′	− 171° 8′	47° 51′	+ 11° 50′	+ 4° 21′	+ 19° 56′	12° 34′	25
26	− 56° 1′	− 11° 41′	− 172° 4′	56° 17′	+ 4° 13′	+ 5° 32′	+ 52° 46′	6° 56′	26
27	− 56° 44′	− 10° 27′	− 173° 6′	56° 56′	+ 0° 50′	+ 5° 30′	+ 81° 28′	5° 33′	27
28	− 51° 14′	− 9° 43′	− 172° 10′	51° 29′	− 1° 42′	+ 5° 30′	+ 107° 11′	5° 45′	28
29	− 42° 36′	− 8° 30′	− 170° 46′	42° 59′	− 3° 50′	+ 4° 46′	+ 128° 46′	6° 7′	29
30	− 31° 33′	− 7° 36′	− 167° 43′	32° 8′	− 5° 45′	+ 4° 28′	+ 142° 12′	7° 15′	30
31	− 18° 19′	− 6° 32′	− 160° 54′	19° 18′	− 8° 5′	+ 4° 27′	+ 151° 19′	9° 11′	31

Fuss

Nr	rechts				links				Nr.
	φ_6	ψ_6	α_6	s_6	φ_7	ψ_7	α_7	s_7	
1	− 23° 11′	− 1° 57′	− 175° 28′	23° 14′	+ 42° 57′	− 7° 59′	− 8° 35′	43° 16′	1
2	− 14° 46′	− 0° 59′	− 176° 15′	14° 48′	+ 42° 45′	− 8° 30′	− 9° 11′	43° 7′	2
3	− 2° 12′	+ 1° 3′	+ 154° 22′	2° 27′	+ 42° 25′	− 8° 41′	− 9° 29′	42° 48′	3
4	+ 11° 4′	+ 2° 36′	+ 13° 4′	11° 21′	+ 41° 53′	− 8° 24′	− 9° 21′	42° 16′	4
5	+ 26° 13′	+ 4° 14′	+ 8° 33′	26° 28′	+ 40° 48′	− 9° 1′	− 10° 25′	41° 16′	5
6	+ 39° 48′	+ 4° 53′	+ 5° 51′	39° 57′	+ 39° 51′	− 10° 3′	− 11° 59′	40° 28′	6
7	+ 53° 6′	+ 8° 7′	+ 6° 6′	53° 15′	+ 38° 13′	− 10° 55′	− 13° 46′	39° 2′	7
8	+ 65° 23′	+ 19° 9′	+ 9° 3′	65° 39′	+ 33° 49′	− 10° 15′	− 15° 7′	34° 45′	8
9	+ 67° 31′	+ 27° 22′	+ 12° 5′	67° 58′	+ 28° 17′	− 8° 26′	− 15° 25′	29° 10′	9
10	+ 61° 58′	+ 21° 44′	+ 11° 59′	62° 29′	+ 19° 47′	− 6° 11′	− 16° 45′	20° 35′	10
11	+ 49° 2′	+ 8° 45′	+ 7° 37′	49° 17′	+ 5° 20′	− 2° 19′	− 23° 30′	5° 48′	11
12	+ 42° 18′	+ 4° 21′	+ 4° 46′	42° 24′	− 13° 16′	+ 1° 35′	+ 173° 17′	13° 21′	12
13	+ 40° 19′	+ 7° 1′	+ 8° 15′	40° 36′	− 19° 54′	− 0° 20′	− 179° 4′	19° 54′	13
14	+ 39° 15′	+ 7° 4′	+ 8° 38′	39° 34′	− 19° 6′	∓ 0° 0′	∓ 180° 0′	19° 6′	14
15	+ 38° 37′	+ 7° 36′	+ 9° 29′	39° 0′	− 9° 17′	+ 0° 41′	+ 175° 53′	9° 18′	15
16	+ 38° 4′	+ 8° 18′	+ 10° 34′	38° 32′	+ 1° 0′	+ 0° 25′	+ 22° 37′	1° 5′	16
17	+ 37° 37′	+ 8° 48′	+ 11° 22′	38° 10′	+ 15° 28′	− 2° 23′	− 8° 35′	15° 38′	17
18	+ 37° 45′	+ 9° 33′	+ 12° 16′	38° 24′	+ 29° 21′	− 5° 59′	− 10° 33′	29° 47′	18
19	+ 37° 6′	+ 9° 51′	+ 12° 56′	37° 49′	+ 43° 24′	− 8° 16′	− 8° 44′	43° 44′	19
20	+ 35° 29′	+ 9° 48′	+ 13° 37′	36° 16′	+ 58° 3′	− 11° 53′	− 7° 28′	58° 17′	20
21	+ 32° 13′	+ 10° 10′	+ 15° 53′	33° 14′	+ 70° 47′	− 27° 39′	− 10° 21′	71° 4′	21
22	+ 26° 4′	+ 9° 8′	+ 18° 11′	27° 15′	+ 72° 10′	− 33° 34′	− 12° 3′	72° 32′	22
23	+ 16° 11′	+ 7° 32′	+ 24° 30′	17° 42′	+ 65° 36′	− 23° 58′	− 11° 24′	66° 2′	23
24	+ 1° 36′	+ 5° 34′	+ 74° 3′	5° 47′	+ 51° 51′	− 9° 26′	− 7° 26′	52° 6′	24
25	− 14° 23′	+ 3° 53′	+ 165° 9′	14° 52′	+ 46° 19′	− 2° 20′	− 2° 14′	46° 20′	25
26	− 23° 18′	+ 0° 22′	+ 179° 8′	23° 18′	+ 41° 52′	− 5° 27′	− 6° 5′	42° 2′	26
27	− 21° 55′	− 4° 7′	− 169° 50′	22° 14′	+ 41° 13′	− 5° 34′	− 6° 21′	41° 24′	27
28	− 13° 31′	− 3° 45′	− 164° 45′	13° 59′	+ 40° 40′	− 6° 24′	− 7° 27′	40° 55′	28
29	− 1° 29′	− 1° 19′	− 138° 35′	1° 59′	+ 39° 46′	− 7° 2′	− 8° 27′	40° 4′	29
30	+ 12° 12′	+ 1° 27′	+ 6° 40′	12° 16′	+ 38° 54′	− 7° 34′	− 9° 21′	39° 16′	30
31	+ 25° 56′	+ 4° 22′	+ 8° 55′	26° 13′	+ 38° 2′	− 8° 18′	− 10° 35′	38° 30′	31

Digitized by Google

Oberschenkel

Nr.	rechts φ_2	rechts ψ_2	rechts α_2	rechts ε_2	links φ_2	links ψ_2	links α_2	links ε_2	Nr.
1	− 12° 14′	+ 5° 46′	+ 155° 0′	13° 27′	+ 24° 36′	− 0° 20′	− 0° 43′	24° 36′	1
2	− 6° 0′	+ 5° 45′	+ 136° 14′	8° 17′	+ 20° 47′	− 0° 35′	− 1° 32′	20° 47′	2
3	+ 1° 19′	+ 5° 13′	+ 75° 53′	5° 22′	+ 15° 5′	− 0° 46′	− 2° 51′	15° 6′	3
4	+ 9° 23′	+ 4° 54′	+ 27° 24′	10° 33′	+ 8° 44′	− 0° 6′	− 0° 36′	8° 44′	4
5	+ 15° 45′	+ 4° 46′	+ 16° 28′	16° 23′	+ 2° 21′	+ 0° 37′	+ 14° 34′	2° 26′	5
6	+ 21° 15′	+ 4° 21′	+ 11° 4′	21° 37′	− 4° 4′	+ 1° 23′	+ 161° 11′	4° 18′	6
7	+ 24° 42′	+ 3° 40′	+ 7° 55′	24° 55′	− 9° 28′	+ 1° 53′	+ 168° 53′	9° 39′	7
8	+ 25° 51′	+ 2° 55′	+ 6° 1′	25° 59′	− 13° 51′	+ 2° 27′	+ 170° 11′	14° 3′	8
9	+ 25° 29′	+ 1° 1′	+ 2° 8′	25° 30′	− 18° 30′	+ 2° 50′	+ 171° 36′	18° 41′	9
10	+ 25° 40′	− 0° 10′	− 0° 22′	25° 40′	− 21° 33′	+ 2° 35′	+ 173° 29′	21° 40′	10
11	+ 29° 9′	+ 0° 7′	+ 0° 12′	29° 9′	− 22° 41′	+ 1° 10′	+ 177° 13′	22° 43′	11
12	+ 29° 41′	− 0° 6′	− 0° 10′	29° 41′	− 22° 34′	− 0° 58′	− 177° 40′	22° 35′	12
13	+ 27° 40′	+ 0° 55′	+ 1° 45′	27° 41′	− 18° 39′	− 4° 3′	− 168° 8′	19° 1′	13
14	+ 27° 25′	+ 0° 46′	+ 1° 28′	27° 25′	− 11° 33′	− 5° 17′	− 155° 37′	12° 39′	14
15	+ 22° 19′	− 0° 22′	− 0° 53′	22° 19′	− 2° 32′	− 6° 4′	− 112° 37′	6° 34′	15
16	+ 16° 1′	− 1° 15′	− 4° 21′	16° 3′	+ 4° 48′	− 6° 15′	− 52° 30′	7° 52′	16
17	+ 9° 17′	− 1° 56′	− 11° 40′	9° 29′	+ 11° 10′	− 6° 12′	− 28° 48′	12° 42′	17
18	+ 2° 38′	− 2° 52′	− 47° 25′	3° 53′	+ 16° 53′	− 6° 1′	− 19° 8′	17° 49′	18
19	− 3° 28′	− 3° 21′	− 135° 58′	4° 49′	+ 21° 24′	− 5° 12′	− 13° 5′	21° 55′	19
20	− 8° 55′	− 3° 37′	− 158° 2′	9° 36′	+ 23° 56′	− 3° 55′	− 8° 46′	24° 11′	20
21	− 13° 27′	− 4° 2′	− 163° 35′	14° 0′	+ 23° 35′	− 2° 12′	− 5° 2′	23° 40′	21
22	− 17° 8′	− 4° 11′	− 166° 38′	17° 35′	+ 21° 36′	− 0° 24′	− 1° 1′	21° 37′	22
23	− 19° 42′	− 3° 6′	− 171° 25′	19° 54′	+ 22° 31′	+ 0° 45′	+ 1° 48′	22° 31′	23
24	− 20° 16′	− 1° 40′	− 175° 30′	20° 20′	+ 25° 47′	+ 0° 2′	+ 0° 4′	25° 47′	24
25	− 19° 17′	+ 0° 34′	+ 178° 24′	19° 18′	+ 22° 21′	+ 0° 22′	+ 0° 55′	22° 21′	25
26	− 13° 56′	+ 3° 31′	+ 166° 5′	14° 20′	+ 23° 6′	− 0° 5′	− 0° 12′	23° 6′	26
27	− 5° 11′	+ 4° 15′	+ 140° 39′	6° 41′	+ 21° 26′	− 0° 13′	− 0° 32′	21° 26′	27
28	+ 3° 5′	+ 4° 5′	+ 52° 58′	5° 7′	+ 16° 14′	∓ 0° 0′	∓ 0° 0′	16° 14′	28
29	+ 9° 38′	+ 4° 24′	+ 24° 24′	10° 34′	+ 9° 56′	+ 0° 40′	+ 3° 50′	9° 57′	29
30	+ 15° 13′	+ 4° 41′	+ 16° 47′	15° 52′	+ 3° 42′	+ 1° 25′	+ 20° 54′	3° 58′	30
31	+ 20° 24′	+ 4° 40′	+ 12° 22′	20° 51′	− 1° 57′	+ 1° 42′	+ 139° 4′	2° 35′	31

Unterschenkel

Nr	rechts φ_4	rechts ψ_4	rechts α_4	rechts ε_4	links φ_3	links ψ_3	links α_3	links ε_3	Nr.
1	− 50° 57′	− 11° 57′	− 170° 16′	51° 22′	+ 7° 9′	+ 5° 41′	+ 38° 25′	9° 6′	1
2	− 56° 33′	− 13° 30′	− 170° 59′	56° 53′	+ 2° 29′	+ 6° 13′	+ 68° 18′	6° 41′	2
3	− 54° 34′	− 11° 52′	− 171° 30′	54° 52′	− 0° 34′	+ 6° 36′	+ 94° 50′	6° 36′	3
4	− 47° 17′	− 10° 2′	− 170° 43′	47° 39′	− 2° 46′	+ 6° 13′	+ 113° 52′	6° 48′	4
5	− 37° 17′	− 8° 17′	− 169° 11′	37° 47′	− 4° 25′	+ 5° 47′	+ 127° 20′	7° 16′	5
6	− 24° 39′	− 6° 31′	− 166° 2′	25° 18′	− 6° 2′	+ 5° 18′	+ 138° 45′	8° 0′	6
7	− 9° 49′	− 5° 4′	− 152° 53′	11° 0′	− 8° 42′	+ 5° 6′	+ 149° 46′	10° 2′	7
8	+ 4° 33′	− 3° 46′	− 39° 38′	5° 54′	− 11° 42′	+ 4° 53′	+ 157° 36′	12° 37′	8
9	+ 21° 27′	− 0° 56′	− 2° 22′	21° 28′	− 15° 42′	+ 4° 35′	+ 164° 5′	16° 18′	9
10	+ 29° 10′	+ 0° 3′	+ 0° 6′	29° 10′	− 20° 33′	+ 4° 37′	+ 167° 51′	20° 59′	10
11	+ 22° 14′	− 2° 41′	− 6° 32′	22° 21′	− 27° 10′	+ 5° 3′	+ 170° 14′	27° 30′	11
12	+ 15° 54′	− 4° 31′	− 15° 31′	16° 28′	− 34° 5′	+ 5° 40′	+ 171° 39′	34° 22′	12
13	+ 10° 1′	− 6° 38′	− 33° 23′	11° 56′	− 42° 25′	+ 7° 39′	+ 171° 38′	42° 43′	13
14	+ 1° 32′	− 7° 12′	− 78° 2′	7° 22′	− 50° 32′	+ 8° 52′	+ 172° 41′	50° 46′	14
15	− 2° 4′	− 7° 34′	− 105° 14′	7° 50′	− 53° 41′	+ 8° 51′	+ 173° 28′	53° 51′	15
16	− 4° 18′	− 7° 11′	− 120° 53′	8° 21′	− 48° 44′	+ 8° 16′	+ 172° 44′	48° 58′	16
17	− 5° 52′	− 6° 43′	− 131° 7′	8° 53′	− 39° 44′	+ 7° 40′	+ 170° 47′	40° 6′	17
18	− 7° 13′	− 5° 54′	− 140° 49′	9° 17′	− 28° 29′	+ 6° 50′	+ 167° 32′	29° 4′	18
19	− 9° 3′	− 5° 24′	− 149° 16′	10° 30′	− 15° 25′	+ 5° 40′	+ 160° 13′	16° 20′	19
20	− 11° 30′	− 5° 9′	− 156° 4′	12° 32′	− 0° 58′	+ 4° 18′	+ 102° 39′	4° 25′	20
21	− 14° 36′	− 4° 45′	− 162° 17′	15° 17′	+ 13° 52′	+ 2° 45′	+ 10° 59′	14° 7′	21
22	− 18° 32′	− 4° 44′	− 166° 6′	19° 3′	+ 27° 0′	+ 0° 46′	+ 1° 30′	27° 0′	22
23	− 24° 37′	− 5° 14′	− 168° 41′	25° 3′	+ 28° 46′	+ 1° 8′	+ 2° 4′	28° 47′	23
24	− 31° 46′	− 6° 4′	− 170° 16′	32° 9′	+ 20° 12′	+ 3° 45′	+ 10° 7′	20° 29′	24
25	− 39° 35′	− 7° 40′	− 170° 45′	39° 57′	+ 18° 13′	+ 4° 29′	+ 13° 24′	18° 42′	25
26	− 48° 49′	− 10° 46′	− 170° 33′	49° 13′	+ 10° 23′	+ 6° 3′	+ 30° 0′	11° 57′	26
27	− 56° 56′	− 11° 40′	− 172° 21′	57° 10′	+ 3° 51′	+ 6° 48′	+ 60° 31′	7° 48′	27
28	− 57° 1′	− 9° 38′	− 173° 43′	57° 11′	+ 0° 10′	+ 7° 3′	+ 88° 41′	7° 3′	28
29	− 51° 17′	− 8° 24′	− 173° 15′	51° 29′	− 2° 29′	+ 6° 42′	+ 110° 16′	7° 8′	29
30	− 42° 9′	− 6° 54′	− 172° 23′	42° 24′	− 4° 29′	+ 6° 9′	+ 126° 7′	7° 35′	30
31	− 29° 49′	− 5° 37′	− 170° 15′	30° 11′	− 6° 22′	+ 5° 53′	+ 137° 16′	8° 38′	31

Digitized by Google

Nr.	Fuss rechts φ_6	ψ_6	α_6	ε_6	links φ_7	ψ_7	α_7	ε_7	Nr.
1	− 20° 11′	+ 2° 19′	+ 173° 45′	20° 18′	+ 44° 16′	− 6° 5′	− 6° 15′	44° 27′	1
2	− 22° 51′	− 0° 17′	− 179° 20′	22° 51′	+ 43° 15′	− 7° 6′	− 7° 32′	43° 30′	2
3	− 19° 23′	− 4° 17′	− 168° 0′	19° 47′	+ 42° 30′	− 7° 3′	− 7° 41′	42° 45′	3
4	− 8° 40′	− 2° 8′	− 166° 14′	8° 55′	+ 41° 56′	− 7° 7′	− 7° 54′	42° 12′	4
5	+ 3° 54′	− 0° 16′	− 3° 54′	3° 55′	+ 41° 14′	− 6° 41′	− 7° 37′	41° 29′	5
6	+ 17° 54′	+ 2° 46′	+ 8° 32′	18° 6′	+ 40° 36′	− 6° 45′	− 7° 52′	40° 52′	6
7	+ 32° 59′	+ 5° 36′	+ 8° 36′	33° 17′	+ 40° 6′	− 6° 55′	− 8° 12′	40° 23′	7
8	+ 45° 54′	+ 6° 49′	+ 6° 36′	46° 6′	+ 39° 37′	− 7° 39′	− 9° 13′	39° 59′	8
9	+ 59° 40′	+ 12° 10′	+ 7° 12′	59° 52′	+ 36° 38′	− 7° 25′	− 9° 55′	37° 3′	9
10	+ 67° 20′	+ 27° 5′	+ 12° 3′	67° 47′	+ 33° 10′	− 7° 39′	− 11° 37′	33° 42′	10
11	+ 62° 14′	+ 24° 4′	+ 13° 14′	62° 52′	+ 23° 30′	− 4° 36′	− 10° 30′	23° 51′	11
12	+ 53° 58′	+ 12° 27′	+ 9° 8′	54° 19′	+ 11° 14′	− 1° 46′	− 8° 52′	11° 22′	12
13	+ 44° 13′	+ 7° 10′	+ 7° 22′	44° 28′	− 8° 23′	+ 2° 31′	+ 163° 21′	8° 45′	13
14	+ 41° 14′	+ 5° 47′	+ 6° 35′	41° 25′	− 17° 56′	+ 1° 14′	+ 176° 11′	17° 59′	14
15	+ 39° 32′	+ 6° 30′	+ 7° 51′	39° 48′	− 20° 10′	+ 1° 26′	+ 176° 7′	20° 12′	15
16	+ 39° 7′	+ 6° 36′	+ 8° 5′	39° 24′	− 12° 16′	+ 1° 55′	+ 171° 17′	12° 24′	16
17	+ 38° 51′	+ 7° 3′	+ 8° 44′	39° 10′	− 0° 45′	+ 1° 49′	+ 112° 15′	1° 58′	17
18	+ 38° 11′	+ 7° 37′	+ 9° 39′	38° 35′	+ 12° 28′	− 0° 5′	− 0° 23′	12° 28′	18
19	+ 37° 37′	+ 8° 13′	+ 10° 36′	38° 6′	+ 27° 46′	− 3° 51′	− 7° 18′	27° 57′	19
20	+ 37° 13′	+ 8° 42′	+ 11° 24′	37° 46′	+ 42° 32′	− 7° 3′	− 7° 41′	42° 48′	20
21	+ 35° 50′	+ 8° 48′	+ 12° 6′	36° 27′	+ 57° 30′	− 12° 40′	− 8° 9′	57° 46′	21
22	+ 33° 2′	+ 9° 52′	+ 14° 59′	33° 56′	+ 69° 26′	− 21° 46′	− 8° 31′	69° 39′	22
23	+ 26° 24′	+ 7° 26′	+ 14° 43′	27° 10′	+ 72° 56′	− 33° 57′	− 11° 40′	73° 16′	23
24	+ 15° 32′	+ 6° 19′	+ 21° 41′	16° 40′	+ 65° 47′	− 21° 50′	− 10° 13′	66° 7′	24
25	+ 0° 27′	+ 3° 28′	+ 82° 42′	3° 30′	+ 53° 57′	− 1° 39′	− 1° 12′	53° 57′	25
26	− 16° 27′	+ 0° 37′	+ 177° 54′	16° 27′	+ 48° 27′	− 1° 22′	− 1° 13′	48° 27′	26
27	− 22° 59′	− 2° 39′	− 173° 45′	23° 6′	+ 43° 56′	− 3° 57′	− 4° 6′	44° 0′	27
28	− 21° 45′	− 4° 47′	− 168° 10′	22° 11′	+ 43° 5′	− 4° 41′	− 5° 0′	43° 12′	28
29	− 13° 14′	− 3° 36′	− 165° 0′	13° 41′	+ 42° 35′	− 5° 14′	− 5° 42′	42° 43′	29
30	− 0° 52′	− 0° 37′	− 145° 0′	1° 4′	+ 41° 50′	− 5° 46′	− 6° 26′	42° 0′	30
31	+ 12° 45′	+ 2° 25′	+ 10° 33′	12° 58′	+ 41° 4′	− 6° 2′	− 6° 55′	41° 17′	31

III. Versuch.

Tabelle 4.

Nr	Oberschenkel rechts φ_3	ψ_3	α_3	ε_3	links φ_2	ψ_2	α_2	ε_2	Nr
1	+ 1° 38′	+ 4° 10′	+ 68° 35′	4° 29′	+ 10° 21′	+ 2° 17′	+ 12° 20′	10° 36′	1
2	+ 8° 11′	+ 4° 17′	+ 27° 30′	9° 13′	+ 4° 49′	+ 2° 12′	+ 24° 27′	5° 17′	2
3	+ 13° 59′	+ 5° 0′	+ 19° 22′	14° 47′	− 0° 22′	+ 2° 19′	+ 98° 53′	2° 20′	3
4	+ 17° 46′	+ 5° 5′	+ 15° 31′	18° 24′	− 5° 21′	+ 2° 20′	+ 156° 25′	5° 50′	4
5	+ 19° 20′	+ 4° 32′	+ 12° 45′	19° 47′	− 10° 3′	+ 2° 12′	+ 167° 43′	10° 17′	5
6	+ 18° 42′	+ 3° 57′	+ 11° 31′	19° 3′	− 14° 43′	+ 2° 24′	+ 170° 57′	14° 54′	6
7	+ 17° 21′	+ 2° 40′	+ 8° 29′	17° 31′	− 18° 23′	+ 2° 6′	+ 173° 42′	18° 30′	7
8	+ 19° 30′	+ 2° 51′	+ 8° 1′	19° 40′	− 20° 31′	+ 1° 15′	+ 176° 44′	20° 33′	8
9	+ 22° 26′	+ 4° 32′	+ 10° 53′	22° 48′	− 21° 49′	− 0° 15′	− 179° 23′	21° 49′	9
10	+ 19° 6′	+ 4° 12′	+ 11° 59′	19° 30′	− 20° 32′	− 2° 15′	− 174° 2′	20° 38′	10
11	+ 19° 3′	+ 4° 34′	+ 13° 2′	19° 31′	− 14° 22′	− 4° 44′	− 162° 3′	15° 4′	11
12	+ 17° 47′	+ 4° 14′	+ 12° 58′	18° 13′	− 6° 10′	− 4° 47′	− 142° 14′	7° 47′	12
13	+ 11° 17′	+ 3° 10′	+ 15° 30′	11° 42′	+ 1° 57′	− 4° 17′	− 65° 27′	4° 42′	13
14	+ 4° 10′	+ 2° 36′	+ 31° 55′	4° 55′	+ 8° 37′	− 4° 27′	− 27° 8′	9° 40′	14
15	− 2° 5′	+ 2° 2′	+ 135° 38′	2° 54′	+ 14° 55′	− 4° 38′	− 16° 54′	15° 34′	15
16	− 7° 2′	+ 1° 46′	+ 166° 0′	7° 15′	+ 19° 52′	− 4° 30′	− 12° 18′	20° 17′	16
17	− 12° 13′	+ 1° 55′	+ 171° 12′	12° 21′	+ 23° 6′	− 4° 22′	− 10° 10′	23° 25′	17
18	− 17° 12′	+ 1° 54′	+ 173° 53′	17° 17′	+ 24° 29′	− 4° 8′	− 9° 1′	24° 45′	18
19	− 21° 3′	+ 1° 48′	+ 175° 19′	21° 7′	+ 23° 37′	− 3° 10′	− 7° 13′	23° 47′	19
20	− 24° 26′	+ 2° 22′	+ 174° 48′	24° 31′	+ 21° 7′	− 1° 13′	− 3° 9′	21° 9′	20
21	− 26° 45′	+ 3° 13′	+ 173° 39′	26° 53′	+ 21° 16′	− 1° 4′	− 2° 45′	21° 18′	21
22	− 27° 5′	+ 4° 44′	+ 170° 49′	27° 23′	+ 22° 20′	− 0° 59′	− 2° 25′	22° 21′	22
23	− 25° 15′	+ 5° 48′	+ 167° 52′	25° 45′	+ 20° 48′	− 1° 39′	− 4° 20′	20° 51′	23
24	− 19° 44′	+ 7° 12′	+ 166° 36′	20° 50′	+ 20° 14′	− 1° 28′	− 3° 58′	20° 17′	24
25	− 11° 37′	+ 6° 51′	+ 149° 42′	13° 24′	+ 17° 43′	− 1° 9′	− 3° 35′	17° 45′	25
26	− 3° 33′	+ 6° 12′	+ 119° 48′	7° 8′	+ 12° 37′	− 0° 15′	− 1° 8′	12° 37′	26
27	+ 2° 54′	+ 5° 8′	+ 60° 36′	5° 53′	+ 6° 32′	+ 0° 10′	+ 1° 25′	6° 32′	27
28	+ 8° 42′	+ 4° 37′	+ 27° 53′	9° 49′	+ 0° 56′	+ 0° 43′	+ 37° 26′	1° 10′	28
29	+ 13° 43′	+ 4° 1′	+ 16° 4′	14° 15′	− 4° 14′	+ 1° 20′	+ 162° 27′	4° 26′	29
30	+ 17° 19′	+ 3° 33′	+ 11° 14′	17° 38′	− 8° 54′	+ 1° 45′	+ 168° 57′	9° 4′	30
31	+ 19° 27′	+ 2° 35′	+ 7° 17′	19° 35′	− 12° 53′	+ 2° 2′	+ 171° 11′	13° 2′	31

Digitized by Google

Unterschenkel

Nr.	rechts				links				Nr.
	φ_4	ψ_4	α_4	s_4	φ_5	ψ_5	α_5	s_5	
1	− 43° 56′	− 4° 28′	− 175° 22′	44° 2′	− 3° 36′	+ 4° 44′	+ 127° 18′	5° 56′	1
2	− 34° 18′	− 4° 2′	− 174° 6′	34° 27′	− 5° 26′	+ 4° 19′	+ 141° 35′	6° 56′	2
3	− 22° 25′	− 3° 51′	− 170° 45′	22° 40′	− 7° 27′	+ 3° 51′	+ 152° 46′	8° 22′	3
4	− 9° 4′	− 2° 31′	− 164° 33′	9° 24′	− 9° 45′	+ 3° 38′	+ 159° 47′	10° 23′	4
5	+ 5° 45′	− 0° 26′	− 4° 19′	5° 46′	− 12° 25′	+ 3° 25′	+ 164° 48′	12° 51′	5
6	+ 20° 32′	+ 2° 11′	+ 5° 49′	20° 38′	− 15° 29′	+ 3° 19′	+ 168° 12′	15° 48′	6
7	+ 31° 35′	+ 5° 20′	+ 8° 38′	31° 53′	− 19° 50′	+ 3° 28′	+ 170° 28′	20° 5′	7
8	+ 30° 44′	+ 5° 7′	+ 8° 33′	31° 1′	− 24° 21′	+ 3° 13′	+ 172° 54′	24° 31′	8
9	+ 23° 33′	+ 2° 7′	+ 4° 52′	23° 38′	− 30° 16′	+ 3° 17′	+ 174° 23′	30° 24′	9
10	+ 21° 13′	+ 1° 15′	+ 3° 12′	21° 15′	− 38° 20′	+ 4° 14′	+ 174° 39′	38° 27′	10
11	+ 13° 9′	− 0° 40′	− 2° 49′	13° 10′	− 48° 8′	+ 6° 30′	+ 174° 10′	48° 17′	11
12	+ 6° 9′	− 1° 35′	− 14° 25′	6° 21′	− 56° 10′	+ 6° 34′	+ 175° 35′	56° 15′	12
13	+ 4° 1′	− 1° 30′	− 20° 32′	4° 17′	− 56° 22′	+ 7° 22′	+ 175° 5′	56° 27′	13
14	+ 3° 16′	− 1° 13′	− 20° 23′	3° 30′	− 50° 37′	+ 9° 37′	+ 172° 5′	50° 53′	14
15	+ 1° 50′	− 0° 53′	− 25° 29′	2° 2′	− 41° 29′	+ 9° 57′	+ 168° 47′	42° 2′	15
16	− 0° 37′	− 0° 42′	− 131° 16′	0° 56′	− 29° 48′	+ 8° 35′	+ 165° 14′	30° 39′	16
17	− 3° 3′	− 0° 39′	− 168° 4′	3° 7′	− 16° 14′	+ 6° 59′	+ 157° 11′	17° 32′	17
18	− 5° 19′	− 0° 25′	− 175° 34′	5° 20′	− 1° 38′	+ 5° 4′	+ 107° 51′	5° 19′	18
19	− 8° 58′	− 0° 5′	− 179° 27′	8° 58′	+ 14° 8′	+ 2° 2′	+ 8° 2′	14° 16′	19
20	− 13° 5′	+ 0° 17′	+ 178° 49′	13° 6′	+ 26° 5′	− 2° 54′	− 5° 55′	26° 12′	20
21	− 18° 3′	+ 0° 38′	+ 178° 2′	18° 4′	+ 26° 17′	− 2° 17′	− 4° 37′	26° 21′	21
22	− 24° 28′	+ 1° 1′	+ 177° 47′	24° 29′	+ 20° 14′	− 0° 37′	− 1° 41′	20° 14′	22
23	− 31° 10′	+ 1° 9′	+ 178° 6′	31° 11′	+ 15° 23′	+ 2° 4′	+ 7° 27′	15° 31′	23
24	− 39° 35′	+ 0° 23′	+ 179° 32′	39° 35′	+ 8° 12′	+ 3° 17′	+ 21° 40′	8° 49′	24
25	− 46° 53′	− 0° 9′	− 179° 51′	46° 53′	+ 2° 10′	+ 3° 57′	+ 61° 22′	4° 30′	25
26	− 47° 8′	− 1° 31′	− 178° 36′	47° 8′	− 1° 13′	+ 4° 2′	+ 106° 44′	4° 13′	26
27	− 41° 25′	− 3° 21′	− 176° 12′	41° 29′	− 2° 49′	+ 3° 55′	+ 125° 49′	4° 49′	27
28	− 33° 5′	− 4° 53′	− 172° 32′	33° 19′	− 4° 17′	+ 3° 37′	+ 139° 54′	5° 36′	28
29	− 21° 50′	− 5° 37′	− 166° 13′	22° 25′	− 6° 24′	+ 3° 19′	+ 152° 39′	7° 12′	29
30	− 8° 42′	− 6° 0′	− 145° 33′	10° 31′	− 8° 48′	+ 3° 12′	+ 160° 6′	9° 21′	30
31	+ 5° 23′	− 5° 22′	− 44° 55′	7° 35′	− 11° 53′	+ 3° 20′	+ 164° 32′	12° 19′	31

Fuss

Nr.	rechts				links				Nr.
	φ_6	ψ_6	α_6	s_6	φ_7	ψ_7	α_7	s_7	
1	− 10° 8′	− 3° 10′	− 162° 47′	10° 36′	+ 41° 48′	− 9° 41′	− 10° 49′	42° 19′	1
2	+ 2° 10′	− 2° 10′	− 45° 0′	3° 4′	+ 41° 38′	− 9° 58′	− 11° 11′	42° 11′	2
3	+ 16° 38′	− 0° 51′	− 2° 51′	16° 39′	+ 41° 21′	− 10° 19′	− 11° 41′	41° 57′	3
4	+ 30° 24′	+ 0° 56′	+ 1° 36′	30° 24′	+ 41° 7′	− 11° 20′	− 12° 56′	41° 51′	4
5	+ 44° 0′	+ 2° 19′	+ 2° 23′	44° 2′	+ 40° 19′	− 11° 52′	− 13° 55′	41° 10′	5
6	+ 57° 11′	+ 8° 0′	+ 5° 11′	57° 18′	+ 39° 28′	− 11° 43′	− 14° 6′	40° 20′	6
7	+ 68° 13′	+ 18° 26′	+ 7° 35′	68° 23′	+ 36° 45′	− 10° 13′	− 13° 35′	37° 32′	7
8	+ 68° 8′	+ 22° 57′	+ 9° 39′	68° 25′	+ 28° 27′	− 8° 15′	− 14° 59′	29° 17′	8
9	+ 59° 42′	+ 13° 3′	+ 7° 43′	59° 55′	+ 18° 10′	− 5° 30′	− 16° 21′	18° 52′	9
10	+ 46° 59′	+ 4° 7′	+ 3° 56′	47° 4′	+ 3° 50′	− 1° 27′	− 20° 48′	4° 6′	10
11	+ 42° 10′	+ 3° 7′	+ 3° 26′	42° 13′	− 12° 18′	− 0° 10′	− 179° 15′	12° 18′	11
12	+ 39° 59′	+ 3° 46′	+ 4° 29′	40° 4′	− 17° 53′	− 1° 38′	− 174° 57′	17° 57′	12
13	+ 39° 14′	+ 4° 1′	+ 4° 55′	39° 20′	− 15° 16′	− 1° 54′	− 173° 4′	15° 23′	13
14	+ 39° 38′	+ 3° 17′	+ 3° 58′	39° 42′	− 7° 50′	− 1° 2′	− 172° 34′	7° 54′	14
15	+ 39° 21′	+ 4° 33′	+ 5° 32′	39° 29′	+ 3° 35′	− 0° 58′	− 14° 41′	3° 42′	15
16	+ 38° 43′	+ 3° 40′	+ 4° 34′	38° 48′	+ 17° 39′	− 4° 21′	− 13° 26′	18° 6′	16
17	+ 38° 25′	+ 7° 12′	+ 9° 3′	38° 46′	+ 31° 46′	− 8° 1′	− 12° 49′	32° 25′	17
18	+ 38° 21′	+ 8° 12′	+ 10° 19′	38° 48′	+ 46° 54′	− 9° 41′	− 9° 5′	47° 16′	18
19	+ 36° 27′	+ 8° 33′	+ 11° 30′	37° 1′	+ 62° 35′	− 16° 44′	− 8° 52′	62° 52′	19
20	+ 33° 52′	+ 8° 37′	+ 12° 43′	34° 32′	+ 72° 39′	− 32° 59′	− 11° 28′	72° 58′	20
21	+ 28° 14′	+ 7° 46′	+ 14° 16′	28° 59′	+ 73° 43′	− 38° 5′	− 12° 54′	74° 6′	21
22	+ 18° 53′	+ 6° 6′	+ 17° 21′	19° 43′	+ 66° 25′	− 25° 48′	− 11° 55′	66° 53′	22
23	+ 4° 15′	+ 4° 25′	+ 46° 12′	6° 7′	+ 52° 59′	− 10° 31′	− 7° 58′	53° 15′	23
24	− 12° 31′	+ 4° 23′	+ 160° 58′	13° 13′	+ 46° 46′	− 3° 59′	− 3° 45′	46° 49′	24
25	− 19° 5′	+ 2° 5′	+ 173° 59′	19° 11′	+ 43° 9′	− 6° 38′	− 7° 5′	43° 23′	25
26	− 17° 46′	− 1° 13′	− 176° 12′	17° 48′	+ 42° 0′	− 6° 45′	− 7° 30′	42° 14′	26
27	− 9° 21′	− 1° 57′	− 168° 22′	9° 33′	+ 41° 23′	− 6° 53′	− 7° 48′	41° 39′	27
28	+ 1° 16′	− 1° 11′	− 42° 53′	1° 44′	+ 40° 43′	− 7° 0′	− 8° 7′	41° 0′	28
29	+ 14° 23′	− 1° 8′	− 4° 24′	14° 26′	+ 40° 2′	− 7° 48′	− 9° 15′	40° 25′	29
30	+ 27° 35′	− 0° 31′	− 0° 59′	27° 35′	+ 39° 8′	− 8° 22′	− 10° 14′	39° 35′	30
31	+ 41° 44′	∓ 0° 0′	∓ 0° 0′	41° 44′	+ 38° 41′	− 8° 52′	− 11° 2′	39° 13′	31

Digitized by Google

Zur Veranschaulichung der stetigen Aenderung der Richtung der verschiedenen Längsaxen des Beines im Raume, und um die Möglichkeit zu geben, auch für solche Bewegungsphasen die Richtung der Längsaxen zu bestimmen, welche nicht bei den Versuchen durch die Photographie fixirt worden sind, finden sich auf den Tafeln V, VI und VII für die drei Versuche Diagramme aufgezeichnet, welche die Aenderung der Werthe der beiden Winkelcoordinaten φ und ψ in der Zeit zur Darstellung bringen. Die Diagramme sind so gezeichnet, dass auf einer horizontalen Abscissenlinie in gleichem Abstande von 5 mm Punkte markirt sind, die den aufeinanderfolgenden Nummern der 31 Bewegungsphasen entsprechen sollen. Von jedem Punkte aus findet sich dann nach oben oder unten vertical eine Länge abgetragen, welche durch die Anzahl ihrer Millimeter direct die Anzahl der Grade des Winkels φ oder ψ angibt, die sich bei einer bestimmten Längsaxe für die betreffende Bewegungsphase ergeben haben. Dabei ist immer für die zu den drei Abschnitten ein und desselben Beines gehörenden Werthe von φ die gleiche Abscissenlinie verwendet worden, damit die Vergleichung derselben erleichtert ist. Dasselbe gilt für die zu den drei Gliedern einer Extremität gehörenden Werthe von ψ. Auf der linken Seite einer jeden der drei Tafeln finden sich die Diagramme für die Winkelcoordinaten des rechten Beines, und auf der rechten Seite der Tafeln die entsprechenden Diagramme des linken Beines eingetragen, und zwar oben die Diagramme für die Winkel φ, darunter die für die Winkel ψ. Da ausserdem oben noch zwei andere Diagramme, welche sich auf Gelenkwinkel beziehen, unter Zugrundelegung der gleichen Abscissenlinie eingezeichnet sind, so wurden verschiedene Farben für die verschiedenen Abschnitte der Beine verwendet, und zwar durchweg für den Oberschenkel die schwarze, für den Unterschenkel die rothe und für den Fuss die blaue Farbe. Für die erwähnten zu Gelenkwinkeln gehörenden Diagramme sind, wie schon an dieser Stelle angeführt werden mag, zwei verschiedene Farben, nämlich die, welche zu den beiden durch das Gelenk mit einander verbundenen Abschnitten gehören, in Anwendung gekommen. Endlich finden sich bei allen drei Versuchen wieder wie in den Diagrammen des II. Theils durch verticale Linien die für den Gang besonders charakteristischen Momente des Aufsetzens eines Beines (R, L), des Ablösens eines Beines vom Boden

Digitized by Google

(S_r, S_l), des Aufsetzens eines Fusses mit ganzer Sohle (A_r, A_l) und des Anfanges vom Abwickeln eines Fusses vom Boden (E_r, E_l) markirt.

Ein Vergleich der entsprechenden, zu den beiden ersten Versuchen gehörenden Diagramme zeigt auch hier wieder die nahezu absolute Uebereinstimmung der Resultate dieser beiden, unter genau gleichen Verhältnissen angestellten Versuche. Dagegen springen in den Diagrammen des III. Versuchs, bei dem das Versuchsindividuum das volle Militärgepäck zu tragen hatte, sehr deutliche Abweichungen von den Resultaten der anderen Versuche in die Augen.

Was nun die oberen Diagramme anlangt, so lassen sich zunächst alle Resultate, welche früher für die Projection des Bewegungsvorganges auf die Gangebene aus der Darstellung auf Tafel I abgeleitet wurden, nicht nur mit grösserer Sicherheit bestätigen, sondern auch in Bezug auf die genaue Angabe der Winkelgrössen und mit Rücksicht auf die Verhältnisse beim Gang mit Belastung ergänzen.

So sieht man auf den ersten Blick, dass jeder Oberschenkel in dem Moment am weitsten nach vorn von der Verticalen abweicht, in dem sich das eigene Bein auf den Boden aufsetzt, und dass er gerade dann am weitsten nach hinten gegen die Verticale geneigt ist, wenn sich das andere Bein auf den Boden aufsetzt. Denn alle oberen Diagramme des rechten Oberschenkels besitzen im Moment R das Maximum und im Moment L das Minimum. Gerade umgedreht verhält es sich bei den entsprechenden Diagrammen des linken Oberschenkels. Nur beim III. Versuch findet eine geringe Abweichung von dieser Regel statt insofern, als der linke Oberschenkel (oberes schwarzes Diagramm auf Tafel VII) kurze Zeit nach dem Moment L ein Maximum und ebenfalls kurze Zeit nach dem Moment R das Minimum besitzt. Ausserdem lässt sich erkennen, dass dem ersteren Maximum ein etwas grösseres Maximum kurz vor dem Moment E_r vorausgeht. Das letztere ist jedoch nur um ca. 2^0 höher als das erstere. Dieses abweichende Verhalten des linken Oberschenkels beim III. Versuch kann darin begründet sein, dass der Körper infolge des über der linken Schulter getragenen Gewehrs auf der linken Seite stärker belastet war als auf der rechten. Auch betreffs des Winkels zwischen den extremen Haltungen des Oberschenkels lässt sich ein etwas ab-

Digitized by Google

normes Verhalten des linken Beines beim III. Versuch feststellen. Dieser Winkel beträgt, wie man aus den Diagrammen direct ablesen kann, auf halbe Grade abgerundet bei den drei aufeinanderfolgenden Versuchen für das rechte Bein bezüglich $52\frac{1}{2}^0$, 51^0 und 50^0, für das linke Bein dagegen 50^0, 49^0 und $44\frac{1}{2}^0$. Dabei kommen für das rechte Bein auf die grösste Abweichung von der Verticalen nach vorn im Moment *R* bezüglich $30\frac{1}{2}^0$, $30\frac{1}{2}^0$ und $22\frac{1}{2}^0$, und auf die grösste Abweichung nach hinten im Moment *L* bezüglich 22^0, $20\frac{1}{2}^0$ und $27\frac{1}{2}^0$. Beim linken Bein beträgt dagegen die grösste Abweichung nach vorn im Moment *L* bezüglich $25\frac{1}{2}^0$, 26^0 und $22\frac{1}{2}^0$, dagegen die grösste Abweichung nach hinten im Moment *R* bezüglich $24\frac{1}{2}^0$, 23^0 und 22^0. Das Tragen des Gepäcks hat also zunächst für beide Oberschenkel den Effect gehabt, dass im Moment des Aufsetzens ihres Beines auf den Boden die Abweichung nach vorn von der Verticalen verringert ist. Die Abweichung nach hinten ist dagegen beim rechten Oberschenkel grösser, beim linken dagegen etwas kleiner geworden. Auch hierin spricht sich eine Unsymmetrie im Verhalten der beiden Beine beim III. Versuch aus.

Aus den Diagrammen erkennt man weiter auf den ersten Blick, dass die grösste Ausweichung der Längsaxe des Unterschenkels (rothe Curve) nach vorn oder hinten von der Verticalen nicht zeitlich mit den grössten Neigungen des Oberschenkels gegen die Verticale zusammenfällt. Die grösste Ausweichung nach vorn tritt beim Unterschenkel früher als beim Oberschenkel, die grösste Ausweichung nach hinten dagegen beim Unterschenkel beträchtlich später als beim Oberschenkel ein. Das erste Ereigniss findet für den Unterschenkel am Ende des ersten Drittels der Periode des Abrollens des anderen Fusses vom Boden, das letzte nach dem erneuten Aufsetzen des anderen Fusses mit ganzer Sohle statt. Sie fallen also beide ausserhalb der Periode des Aufstehens des eigenen Beins, und zwar das eine ungefähr gerade so lange Zeit vor dem Beginn als das andere nach dem Ende dieser Periode.

Ganz ähnliches Verhalten zeigt die Verbindungslinie des Mittelpunktes vom I. Fussgelenk mit dem Schwerpunkt des Fusses.

Für den Unterschenkel beträgt die grösste Abweichung nach vorn bei den drei Versuchen auf der rechten Seite bezüglich $30\frac{1}{2}^0$, 29^0, 34^0 und auf der linken Seite 30^0, 30^0, $27\frac{1}{2}^0$, während die grösste Abweichung nach hinten rechts bezüglich die Werthe $57\frac{1}{2}^0$, 59^0, $48\frac{1}{2}^0$ und links die Werthe 54^0, 54^0 und $57\frac{1}{2}^0$ besitzt. Auch

Digitized by Google

hier spricht sich wieder deutliche Unsymmetrie in dem Verhalten der beiden Beine beim III. Versuch aus. Als Winkel zwischen den beiden extremen Stellungen der Längsaxe des Unterschenkels ergibt sich aus den angeführten Grössen rechts bezüglich 88°, 88°, 82½° und links 84°, 84°, 85°. Es zeigt sich also auch hierin vollkommene Uebereinstimmung zwischen den beiden ersten Versuchen.

Die Winkel, welche die Verbindungslinie des Fussgelenkmittelpunktes und des Fussschwerpunktes mit der Verticalen in den extremen Lagen macht, betragen für die Abweichung nach vorn beim rechten Fuss bezüglich 67½°, 67½°, 69½°, beim linken Fuss bezüglich 72½°, 73°, 74°, und für die Abweichung nach hinten von der Verticalen beim rechten Fuss bezüglich 24°, 23½°, 19½° und beim linken Fuss bezüglich 21°, 21°, 18°. Daraus resultiren als Winkel zwischen den extremen Lagen des Fusses in der Projection auf die Gangebene rechts 91½°, 91°, 89° und links 93½°, 94°, 92°.

Die letzteren Winkel sind nicht allzusehr verschieden von den entsprechenden Winkeln des Unterschenkels. Ueberhaupt zeigen die Tafeln V, VI und VII, dass die oberen Diagramme für den Fuss, abgesehen von dem in die Periode des Aufstehens des eigenen Beines mit ganzer Fusssohle fallenden Stück, den entsprechenden Diagrammen für den Unterschenkel sehr ähnlich sind, während die zum Oberschenkel gehörenden Diagramme in ihrer Gestalt sich ziemlich von den anderen unterscheiden. Die Abweichungen in der Gestalt der zu den Abschnitten ein und desselben Beines gehörenden gleichartigen Diagramme rühren nun zum Theil von dem Umstand her, dass die Bewegung der Beine nicht im strengen Sinne eine ebene ist, welche parallel der Gangebene stattfindet, zum grössten Theil sind sie aber Folge der gleichzeitigen Bewegung im Knie- und Fussgelenk.

Inwieweit die ebene Bewegung durch Seitenbewegung der einzelnen Körpertheile gestört wird, lässt sich aus den unteren Diagrammen der Tafeln V, VI und VII erkennen. Diese veranschaulichen, wie schon oben angedeutet wurde, für den ganzen Verlauf der Bewegung die Grösse des Winkels ψ, den die Projection einer jeden Längsaxe auf die zur Gangrichtung senkrechte Ebene mit der Verticalen bildet. Die Diagramme für die beiden ersten Versuche sagen nun unter anderem folgendes aus.

Digitized by Google

Der Oberschenkel eines Beines ist sowohl im Moment des Aufsetzens des letzteren auf den Boden, als auch schon kurze Zeit vorher und noch kurze Zeit hinterher mit seiner Längsaxe parallel der Gangebene; denn der Winkel ψ besitzt für diese Zeit mit grosser Annäherung den Werth Null. Bezeichnet man eine Neigung der Längsaxe eines Beinabschnittes gegen die Gangebene, bei welcher das distale Ende derselben weiter nach Aussen von der Gangebene absteht als das proximale, als „Neigung nach Aussen", und das umgekehrte Verhalten als „Neigung nach Innen", so kann man sagen, dass kurze Zeit nach dem Aufsetzen eines Beines sich der Oberschenkel zuerst ein wenig nach Aussen, dann aber nach Innen neigt. Die letztere Neigung nach Innen dauert fast während der ganzen Periode des Aufstehens an. Erst zuletzt, nur wenig Zeit vor dem Ablösen des Beines vom Boden, neigt sich der Oberschenkel nach Aussen und verharrt in dieser Neigung während der nun folgenden Periode des Schwingens bis kurz vor dem Aufsetzen, wo er, wie oben schon gesagt wurde, sich parallel der Gangebene einstellt.

Nahezu das gleiche Verhalten zeigt beim III. Versuch der linke Oberschenkel, während der rechte Oberschenkel hier im ganzen Verlaufe der Bewegung nach Aussen gegen die Gangebene geneigt ist. Im letzteren Falle entsprechen aber wenigstens die Aenderungen in der Grösse des Winkels ψ den seitlichen Bewegungen des rechten Oberschenkels bei den beiden anderen Versuchen.

Die Längsaxe des Unterschenkels (rothe Diagramme) zeigt in gewisser Beziehung genau das entgegengesetzte Verhalten gegenüber der Gangebene als die des Oberschenkels. Es zeigt sich zwar bei den beiden ersten Versuchen, dass dieselbe fast durchweg nach Innen geneigt ist, aber die Aenderungen des Winkels ψ ergeben Bewegungen der Projection der Unterschenkellängsaxe auf die zur Gangrichtung senkrechte Ebene, welche den entsprechenden Bewegungen der Oberschenkellängsaxe ziemlich genau entgegengesetzt sind. Nur beim III. Versuch zeigt sich wieder ein Unterschied sowohl im Verhalten des rechten Unterschenkels im Vergleich zu den beiden anderen Versuchen, als auch im Verhalten der beiden Beine zu einander. Die Bewegungen des linken Unterschenkels sind auch hier durchaus nicht entsprechend denen des rechten.

Was endlich die Fusslinie anlangt, so zeigen die blauen

Digitized by Google

Diagramme, dass dieselbe in allen Fällen fast im ganzen Verlaufe der Bewegung nach Aussen geneigt ist. Diese Neigung nach Aussen besitzt ein sehr stark ausgeprägtes Maximum, welches kurz vor dem Aufsetzen des betreffenden Fusses auf den Boden eintritt. Darauf nimmt die Neigung nach Aussen sehr schnell ab bis kurz vor dem Aufsetzen des Beines mit ganzer Sohle; von da an wird sie wieder etwas verstärkt, hält sich aber in dem ganzen weiteren Theile der Periode des Aufstehens in mässigen Grenzen. Während des Aufstehens mit ganzer Sohle ist sie nahezu constant, während des Abwickelns der Fusssohle vom Boden nimmt sie allmählich ab. Im Anfang der nun folgenden Periode des Schwingens nähert sich die Fusslinie schnell der Parallelstellung zur Gangebene, nimmt dann sogar für einige Zeit Neigung nach Innen an, durchläuft weiter eine Stellung, in der sie der Gangebene parallel ist, und wendet sich darauf wieder nach Aussen, um noch vor dem Aufsetzen des Beines das oben besprochene Maximum der Auswärtsneigung zu erreichen. Beim Gang mit Belastung zeigt der Fuss im Grossen und Ganzen das gleiche Verhalten wie bei den beiden ersten Versuchen.

Wie schon oben angedeutet wurde, werden die Abweichungen in der Gestalt der zu den Abschnitten eines Beines gehörenden Diagramme zum grössten Theil durch die Bewegungen im Knie- und Fussgelenk verursacht. Handelte es sich um ebene Bewegung, und fände die Bewegung aller Abschnitte genau parallel der Gangebene statt, so würde sich für jeden Moment die Gelenkstellung im Knie- und Fussgelenk leicht aus den oberen Diagrammen der Tafeln V, VI und VII ableiten lassen. Bezeichnet man als Gelenkwinkel denjenigen, welchen die Längsaxe des distalen der beiden durch das Gelenk verbundenen Glieder mit der Verlängerung der Längsaxe des proximalen Gliedes bildet, so lässt sich derselbe auch so gewinnen, dass man beide Längsaxen mit ihrem proximalen Ende nach ein und demselben Punkte verlegt, und den Winkel zwischen beiden misst. Da nun in den oberen Diagrammen die Ordinate dem Winkel zwischen der Projection einer Längsaxe auf die Gangebene und der Verticalen proportional ist, so wird der Gelenkwinkel im Falle ebener Bewegung für jeden, einem bestimmten Abscissenpunkte entsprechenden Moment durch den verticalen Abstand der zu den beiden betheiligten Gliedern gehörenden Diagramme an der betreffenden Stelle gemessen. Denn

Digitized by Google

dieser Abstand gibt den Unterschied der Neigung der Projectionen der beiden Längsaxen gegen die Verticale an und ist daher bei der ebenen Bewegung auch zugleich das Maass für den Winkel zwischen den Richtungen der beiden Längsaxen. So kann man also in den oberen Diagrammen aus dem verticalen Abstand der schwarzen und rothen Curve die Grösse des Kniegelenkwinkels, aus dem verticalen Abstand der rothen und blauen die des Fussgelenkwinkels für jeden Moment angeben, und aus der Aenderung der Grösse dieses Abstandes die Bewegungen in den betreffenden Gelenken erschliessen.

Da das schwarze Diagramm mit Ausnahme weniger Stellen über dem roten liegt, so bildet die Längsaxe des Oberschenkels in der Projection auf die Gangebene in den meisten Fällen einen grösseren Winkel nach vorn, bezüglich einen kleineren Winkel nach hinten mit der Verticalen als die Längsaxe des Unterschenkels. Das heisst aber, es ist das Kniegelenk meistens gebeugt. Nur kurz vor dem Aufsetzen des Beins und im Anfange der Periode des Abwickelns eines Fusses vom Boden reicht die rote Curve bis an die schwarze heran oder verläuft sogar etwas höher als diese. Dann liegen die beiden Längsaxen entweder in gerader Linie oder bilden einen nach vorn concaven stumpfen Winkel mit einander. Dieser letztere Fall ist sehr wohl möglich, denn infolge der weit nach hinten ausladenden Condylen des Oberschenkels liegt in der äussersten Streckstellung des Beins, bei der scheinbar der Unterschenkel einfach die geradlinige Fortsetzung des Oberschenkels bildet, die Axe des Kniegelenks, und damit der Mittelpunkt des Kniegelenks, hinter der geraden Verbindungslinie der Mittelpunkte des Hüft- und I. Fussgelenks. Es bildet daher in der Streckstellung des Kniegelenks und den benachbarten Gelenkstellungen die Verbindungslinie der Mittelpunkte des Hüft- und Kniegelenks, für welche der Name „Längsaxe des Oberschenkels“ eingeführt worden ist, mit der Verbindungslinie der Mittelpunkte des Knie- und I. Fussgelenks, also der Längsaxe des Unterschenkels, einen nach vorn concaven stumpfen Winkel. Ob der Winkel so gross werden kann, wie es beim III. Versuch für das rechte Bein der Fall zu sein scheint (vgl. die Diagramme auf Tafel VII), mag dahin gestellt bleiben. Es wäre nicht unmöglich, dass bei diesem Versuch die Stelle der am rechten Oberschenkel befestigten GEISSLER'schen

Digitized by Google

Röhre, welche in der Verlängerung der Knieaxe liegen sollte, durch eine kleine Verschiebung der Röhre kurz vor dem Versuch etwas zu weit nach hinten gekommen ist, so dass die Neigung der Oberschenkellängsaxe nach vorn etwas zu klein, die der Unterschenkellängsaxe dagegen etwas zu gross ausgefallen wäre. Der Umstand, dass im Vergleich zu allen anderen Diagrammen derselben Art das obere schwarze Diagramm auf der linken Seite der Tafel VII etwas zu weit nach unten und das zugehörige rothe Diagramm etwas zu weit nach oben verschoben erscheint, würde sich jedenfalls aus dieser Annahme sofort erklären. Wie dem auch sei, jedenfalls hätte eine solche unbeabsichtigte Rückwärtsverlegung des Mittelpunktes vom Kniegelenk, wie man sieht, keinen Einfluss auf die Gestalt, sondern nur einen Einfluss auf die Lage der Diagramme ausgeübt.

Will man die genauen Werthe des Gelenkwinkels unter der Voraussetzung ebener Bewegung ermitteln, so hat man nur die entsprechenden Werthe des Winkels φ für die benachbarten Längsaxen von einander abzuziehen. Es empfiehlt sich beim Kniegelenk als Minuend den Werth des zum Oberschenkel gehörenden Winkels φ, beim Fussgelenk dagegen den Werth des zum Fuss gehörenden Winkels φ zu verwenden, weil einerseits die schwarze Curve mit wenig Ausnahmen über der rothen, andererseits aber die rothe Curve durchweg unter der blauen liegt.

Die Werthe dieser Differenzen finden sich in den späteren Tabellen 5, 6 und 7 (S. 166 und 167), und zwar für die Kniegelenke in der 2. und 5., für die Fussgelenke in der 8. und 11. Spalte eingetragen.

Gleichzeitig sind den oberen Diagrammen für die Längsaxen auf den Tafeln V, VI und VII die beiden zu den Gelenkwinkeln gehörenden Diagramme hinzugefügt worden. Die letzteren sind, wie schon oben angedeutet wurde, zur Unterscheidung von den übrigen mit zwei Farben ausgezogen worden, nämlich immer mit den beiden Farben der durch das betreffende Gelenk verbundenen Körpertheile. Das schwarzrothe Diagramm gehört also zum Kniegelenk, das blaurothe zum Fussgelenk.

Aus den Diagrammen für das Kniegelenk erkennt man nun, zum Theil in Bestätigung der schon früher aus der Darstellung auf Tafel I abgeleiteten Resultate, unter anderem Folgendes. Das Kniegelenk ist immer am stärksten gestreckt einige Zeit vor dem

Digitized by Google

Aufsetzen des Beins. Es beugt sich dann schnell bis zum Aufsetzen, verringert darauf zunächst etwas oder arretirt sogar für kurze Zeit die Beugebewegung, um sie aber alsbald wieder mit der ursprünglichen Geschwindigkeit aufzunehmen und bis zu dem Moment fortzusetzen, in welchem sich der Fuss mit der ganzen Sohle auf den Boden aufgestellt hat.

Während der Periode des Aufstehens mit ganzer Sohle streckt sich darauf das Kniegelenk ununterbrochen, bis es am Ende derselben seine grösste Streckstellung nahezu wieder erreicht hat. In dem nun folgenden Zeitraum des Abwickelns des Fusses vom Boden findet wieder unausgesetzte Beugung des Kniegelenks statt, die auch noch bis weit in die Periode des Schwingens hinein fortgesetzt wird. Dann wird das Kniegelenk wieder stetig gestreckt bis zu dem oben schon erwähnten Moment grösster Streckung kurz vor dem erneuten Aufsetzen des Beins.

Das Fussgelenk führt im Verlauf eines Doppelschrittes Bewegungen von viel geringeren Dimensionen als das Kniegelenk aus, wie aus den blaurothen Diagrammen zu erkennen ist. Im Moment des Aufsetzens eines Beins mit der Hacke befindet es sich etwa in einer mittleren Beugestellung. Bis zu diesem Moment hat es für kurze Zeit eine geringe Dorsalflexion ausgeführt. Nun beginnt es Plantarflexion, welche aber bald wieder in Dorsalflexion übergeht, so dass das Fussgelenk im Moment des Aufsetzens des Fusses mit der ganzen Sohle nahezu wieder seine Mittelstellung eingenommen hat. Das letztere trifft beim rechten Fuss in den beiden ersten Versuchen ziemlich genau zu, beim linken Fuss ist die Mittelstellung bis dahin noch nicht ganz erreicht. In der nun folgenden Periode des Aufstehens des Fusses mit der ganzen Sohle wird das Fussgelenk unausgesetzt weiter dorsalflectirt. Diese Dorsalflexion dauert auch noch während des ersten Viertels der Periode des Abwickelns des Fusses vom Boden fort, dann wird sie aber von Plantarflexion abgelöst. Die letztere Plantarflexion hat in dem Moment ihr Ende, in dem das Bein sich vom Boden ablöst. Während der nun folgenden Periode des Schwingens wird das Fussgelenk im Grossen und Ganzen dorsalflectirt; es tritt zwar in der zweiten Hälfte dieser Periode einmal für kurze Zeit wieder Plantarflexion ein, dieselbe geht aber zuletzt wieder in Dorsalflexion über. Alle diese Flexionsbewegungen in der Periode des Schwingens finden verhältnissmässig langsam statt. —

Digitized by Google

Es ist wohl zu beachten, dass die Differenzen der zu benachbarten Gliedern gehörenden Werthe von φ und die Gelenkdiagramme nur die Gelenkstellung und die Gelenkbewegung in der Projection auf die Gangebene bestimmen. Die thatsächlich in den Gelenken stattfindenden Bewegungen und Stellungen sind damit noch nicht eindeutig festgestellt, weil die Bewegung der unteren Extremitäten nicht genau eben ist.

Man könnte nun auch hier die bisherige Untersuchung dadurch vervollständigen, dass man sich die entsprechenden Differenzen für die Winkel ψ verschaffte und die zugehörigen Diagramme zeichnete. Dann würde man die Projection der Gelenkbewegung auf die zur Gangrichtung senkrechte Ebene erhalten. Aus dieser, in Gemeinschaft mit der Projection auf die Gangebene, liesse sich dann die wirkliche Gelenkbewegung im Raume ableiten.

Dieser Weg ist nicht beschritten worden, einmal weil die Projection der Gelenkbewegung auf die zur Gangrichtung senkrechte Ebene stark hinter der Projection auf die Gangebene zurücktritt, und dann ausserdem, weil es immerhin nicht leicht ist, aus den Projectionen der Gelenkbewegung sich die letztere selbst in der Anschauung abzuleiten. Es ist vielmehr für die einzelnen Bewegungsphasen direct der Winkel β berechnet worden, den die Längsaxe des distalen Gliedes mit der Verlängerung der Längsaxe des proximalen Gliedes im Raume bildet, d. h. also der thatsächliche Werth des Gelenkwinkels im Raume.

Digitized by Google

Ableitung der Winkel des Kniegelenks und I. Fussgelenks.

Es ist von vornherein klar, dass der Gelenkwinkel β sich allein mit Hülfe der Winkel φ und ψ für die beiden durch das Gelenk verbundenen Glieder wird berechnen lassen; denn der Gelenkwinkel ist gegeben, wenn die Richtungen der Längsaxen der beiden Nachbarglieder bekannt sind; letztere sind aber eindeutig bestimmt durch die beiden Winkelcoordinaten φ und ψ. Es stellt sich aber heraus, dass die Formel, welche diese Berechnung ermöglicht, sich sehr unbequem für die praktische Ausführung gestaltet. Da nun andererseits schon früher die Werthe der Winkel α und ε für jede Längsaxe und jede Bewegungsphase berechnet worden sind (vgl. die Tabellen 2, 3 und 4), so empfiehlt es sich mehr, der Berechnung von β eine Formel zu Grunde zu legen, welche von diesen beiden anderen Winkelcoordinaten Gebrauch macht. Dieselbe gestaltet sich nämlich verhältnissmässig einfach und für die praktische Berechnung viel bequemer als die Formel, welche φ und ψ verwendet.

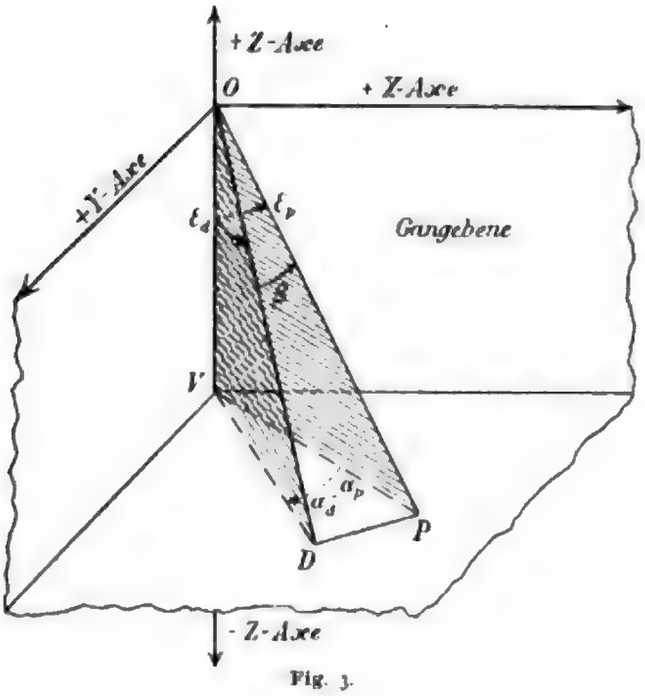


Fig. 3.

Zur Ableitung der nöthigen Formel denke man sich in der Figur 3 die Längsaxen der beiden durch das Gelenk verbundenen Glieder parallel nach dem Anfangspunkt O eines Coordinatensystems verlegt, welches dem bisher immer verwendeten System parallel liegt.

Durch einen Punkt V der negativen Z-Axe sei eine horizontale, also der XY-Ebene parallele Ebene gelegt, welche die proximale Längsaxe im Punkte P und die distale im Punkte D schneiden möge. Der Winkel, welchen die proximale Längsaxe mit der Verticalen bildet, sei mit ε_p, und der entsprechende Winkel der distalen Längsaxe mit ε_d bezeichnet. Ferner seien α_p und α_d die Winkel, welche die Verticalebene durch die proximale Längsaxe und die Verticalebene durch die distale Längsaxe mit dem nach vorn gerichteten Theil der Gangebene bilden. Bezeichnet man endlich noch mit β den Gelenkwinkel, also den Winkel zwischen den beiden von O ausgehenden Längsaxen, so ist in Figur 3

$$\sphericalangle VOP = \varepsilon_p;\ \sphericalangle VOD = \varepsilon_d;\ \sphericalangle DVP = \alpha_d - \alpha_p \text{ und } \sphericalangle DOP = \beta.$$

Da $\sphericalangle DVP$ den Winkel darstellt, welchen die Ebenen der beiden Dreiecke VOD und VOP mit einander bilden, so besteht nach einem bekannten Satze der sphärischen Trigonometrie zwischen β und den drei Winkeln ε_p; ε_d; $\alpha_d - \alpha_p$ die Relation:

$$\cos\beta = \cos\varepsilon_d \cos\varepsilon_p + \sin\varepsilon_d \sin\varepsilon_p \cos(\alpha_d - \alpha_p).$$

Mit Hülfe dieser Formel sind nun für alle 31 Bewegungsphasen eines jeden der drei Versuche die Werthe des Kniegelenkwinkels $\beta_{3,4}$ resp. $\beta_{3,5}$ und die des Fussgelenkwinkels $\beta_{4,6}$ resp. $\beta_{5,7}$ berechnet und in den umstehenden Tabellen 5, 6 und 7 (S. 166 und 167) niedergelegt worden. Zugleich finden sich in diesen Tabellen die zugehörigen Werthe der Differenzen $\alpha_d - \alpha_p$ mit angegeben.

Ein Vergleich der Werthe von β mit den ebenfalls in der Tabelle niedergelegten zugehörigen Werthen des Winkels, welcher gleich der Differenz zweier benachbarter Winkel φ ist, zeigt nun, dass zwischen beiden kein sehr grosser Unterschied besteht. Dies ist dem Umstande zu verdanken, dass die Bewegung der unteren Extremitäten beim Gehen nahezu parallel der Gangebene vor sich geht. Würde das letztere genau stattfinden, so müssten beide Winkel direct mit einander übereinstimmen, denn die Differenzen der benachbarten Winkelcoordinaten φ stellen ja nichts anderes dar als die Gelenkwinkel in der Projection auf die Gangebene. Bei einer Bewegung, bei der alle Längsaxen fortwährend der Gangebene parallel bleiben, ist aber die Projectionsbewegung von der wirklichen Bewegung nicht mehr verschieden. Man kann daher als annähernd richtige Veranschaulichung der Werthe der wirk-

Digitized by Google

Nr.	Kniegelenk						I. Fussgelenk					
	rechts			links			rechts			links		
	$\alpha_4 - \alpha_3$	$\varphi_4 - \varphi_3$	$\beta_{3,4}$	$\alpha_3 - \alpha_2$	$\varphi_3 - \varphi_2$	$\beta_{2,3}$	$\alpha_6 - \alpha_4$	$\varphi_6 - \varphi_4$	$\beta_{4,6}$	$\alpha_7 - \alpha_5$	$\varphi_7 - \varphi_5$	$\beta_{5,7}$
1	+ 93° 0′	+56° 46′	+57° 48′	+ 70° 4′	+14° 30′	+16° 1′	− 1° 26′	33° 55′	34° 2′	− 79° 13′	40° 27′	42° 23′
2	+147° 56′	+59° 12′	+59° 58′	+ 88° 32′	+10° 35′	+12° 47′	− 2° 11′	37° 22′	37° 30′	− 97° 33′	42° 33′	44° 31′
3	+167° 31′	+56° 45′	+57° 29′	+ 98° 33′	+ 6° 8′	+ 8° 40′	− 32° 34′	40° 44′	41° 6′	−114° 0′	44° 8′	45° 55′
4	+176° 50′	+50° 22′	+51° 1′	− 28° 11′	+ 1° 30′	+ 4° 54′	−175° 33′	42° 17′	42° 49′	−129° 15′	45° 15′	46° 45′
5	−173° 52′	+40° 53′	+41° 29′	− 27° 29′	− 1° 54′	− 3° 38′	+174° 48′	43° 44′	44° 25′	−147° 50′	46° 24′	47° 40′
6	−132° 20′	+28° 57′	+29° 34′	− 17° 44′	− 3° 51′	− 4° 27′	+132° 48′	42° 38′	43° 15′	−162° 39′	48° 26′	49° 55′
7	− 12° 36′	+13° 55′	+14° 20′	− 9° 54′	− 4° 16′	− 4° 31′	+ 15° 56′	40° 18′	40° 53′	−173° 31′	50° 38′	52° 11′
8	+ 1° 7′	+ 0° 13′	+ 0° 31′	− 6° 7′	− 3° 27′	− 3° 43′	+ 8° 21′	39° 1′	39° 40′	+179° 34′	50° 59′	52° 28′
9	+ 0° 41′	− 0° 28′	− 0° 38′	− 5° 38′	− 0° 35′	− 2° 15′	+ 12° 13′	39° 22′	40° 42′	+175° 54′	50° 59′	52° 14′
10	− 8° 14′	+10° 40′	+11° 2′	− 7° 38′	+ 4° 51′	+ 6° 12′	+ 19° 47′	42° 19′	44° 9′	+172° 31′	48° 55′	49° 55′
11	− 14° 29′	+13° 6′	+13° 43′	− 12° 16′	+12° 30′	+14° 3′	+ 21° 27′	33° 30′	34° 48′	+164° 34′	41° 34′	42° 7′
12	− 47° 57′	+22° 5′	+23° 33′	− 21° 51′	+25° 27′	+27° 27′	+ 48° 51′	35° 39′	36° 52′	+ 1° 41′	31° 15′	31° 30′
13	− 95° 26′	+27° 24′	+28° 35′	− 35° 48′	+40° 37′	+42° 19′	+101° 3′	40° 40′	42° 27′	+ 8° 36′	32° 9′	32° 43′
14	−112° 2′	+23° 18′	+24° 45′	− 69° 14′	+49° 32′	+51° 0′	+118° 22′	42° 3′	43° 59′	+ 7° 20′	34° 2′	34° 28′
15	−117° 14′	+17° 23′	+18° 31′	−129° 50′	+51° 1′	+52° 24′	+129° 15′	42° 41′	44° 32′	+ 3° 46′	37° 40′	37° 57′
16	−114° 8′	+11° 50′	+12° 29′	−155° 4′	+47° 49′	+49° 15′	+140° 26′	43° 6′	44° 48′	−147° 51′	39° 42′	40° 4′
17	− 68° 38′	+ 7° 19′	+ 7° 42′	−173° 52′	+42° 50′	+44° 14′	+152° 36′	44° 6′	45° 39′	−175° 43′	42° 13′	42° 37′
18	− 3° 13′	+ 3° 28′	+ 3° 48′	+172° 11′	+35° 20′	+36° 34′	+162° 55′	46° 1′	47° 31′	−170° 38′	44° 3′	45° 15′
19	+ 4° 3′	+ 0° 51′	+ 1° 26′	+104° 3′	+23° 51′	+25° 0′	+171° 5′	48° 6′	49° 31′	−104° 38′	43° 50′	44° 39′
20	− 0° 25′	+ 0° 39′	+ 0° 38′	+ 14° 9′	+ 8° 5′	+ 9° 12′	+179° 27′	50° 26′	51° 40′	− 16° 40′	42° 48′	43° 38′
21	+ 0° 3′	+ 0° 38′	+ 0° 43′	+ 1° 11′	− 6° 38′	− 6° 38′	−175° 22′	51° 10′	52° 28′	− 10° 23′	42° 35′	43° 20′
22	+ 1° 27′	+ 3° 21′	+ 3° 29′	− 0° 19′	− 7° 22′	− 7° 22′	−170° 47′	50° 22′	51° 37′	− 11° 58′	42° 35′	43° 48′
23	+ 4° 9′	+ 9° 16′	+ 9° 38′	+ 7° 52′	+ 5° 7′	+ 5° 53′	−163° 5′	47° 20′	48° 34′	− 17° 39′	45° 6′	46° 37′
24	+ 10° 49′	+17° 15′	+18° 17′	+ 10° 42′	+ 3° 56′	+ 5° 16′	−114° 4′	40° 11′	41° 31′	− 16° 22′	33° 24′	34° 34′
25	+ 21° 39′	+30° 58′	+32° 34′	+ 22° 2′	+10° 8′	+11° 18′	− 23° 43′	33° 7′	34° 38′	− 22° 10′	34° 29′	34° 57′
26	+ 38° 36′	+48° 16′	+49° 28′	+ 56° 22′	+17° 6′	+18° 24′	− 8° 48′	32° 43′	33° 23′	− 58° 51′	37° 39′	38° 49′
27	+ 94° 58′	+56° 35′	+57° 24′	+ 84° 43′	+14° 30′	+15° 50′	+ 3° 16′	34° 49′	34° 45′	− 87° 49′	40° 23′	41° 36′
28	+157° 18′	+57° 58′	+58° 45′	+111° 20′	+10° 42′	+12° 19′	+ 7° 25′	37° 43′	37° 39′	−114° 38′	42° 22′	43° 34′
29	+173° 9′	+54° 51′	+55° 38′	+125° 45′	+ 6° 46′	+ 8° 11′	+ 32° 11′	41° 7′	41° 19′	−137° 13′	43° 36′	44° 43′
30	−178° 16′	+49° 20′	+50° 12′	− 27° 57′	+ 3° 11′	+ 5° 6′	+174° 23′	43° 45′	44° 21′	−151° 33′	44° 39′	45° 46′
31	−169° 41′	+40° 8′	+41° 11′	− 23° 52′	+ 0° 28′	+ 3° 47′	+169° 49′	44° 15′	45° 20′	−161° 54′	46° 7′	47° 18′

II. Versuch. Tabelle 6.

Nr.	Kniegelenk						I. Fussgelenk					
	rechts			links			rechts			links		
	$\alpha_4 - \alpha_3$	$\varphi_4 - \varphi_3$	$\beta_{3,4}$	$\alpha_3 - \alpha_2$	$\varphi_3 - \varphi_2$	$\beta_{2,3}$	$\alpha_6 - \alpha_4$	$\varphi_6 - \varphi_4$	$\beta_{4,6}$	$\alpha_7 - \alpha_5$	$\varphi_7 - \varphi_5$	$\beta_{5,7}$
1	+ 34° 44′	+38° 43′	+40° 50′	+ 39° 8′	+17° 27′	+18° 24′	− 15° 59′	30° 46′	32° 13′	− 44° 40′	37° 7′	38° 28′
2	+ 52° 47′	+50° 33′	+52° 9′	+ 69° 50′	+18° 18′	+19° 28′	− 8° 21′	33° 42′	34° 23′	− 75° 50′	40° 46′	42° 28′
3	+112° 37′	+55° 53′	+57° 5′	+ 97° 41′	+15° 39′	+17° 14′	+ 3° 30′	35° 11′	35° 8′	−102° 31′	43° 4′	44° 35′
4	+161° 53′	+56° 40′	+57° 45′	+114° 28′	+11° 30′	+13° 6′	+ 4° 29′	38° 37′	38° 46′	−121° 46′	44° 42′	46° 6′
5	+174° 21′	+53° 2′	+54° 6′	+112° 46′	+ 6° 46′	+ 8° 30′	+165° 17′	41° 11′	41° 35′	−134° 57′	45° 39′	46° 51′
6	−177° 6′	+45° 54′	+46° 54′	− 22° 26′	+ 1° 58′	+ 4° 21′	+174° 34′	42° 33′	43° 21′	−146° 37′	46° 38′	47° 43′
7	−160° 48′	+34° 31′	+35° 29′	− 19° 7′	− 0° 46′	− 3° 16′	+161° 29′	42° 48′	43° 50′	−157° 58′	48° 48′	49° 49′
8	− 45° 39′	+21° 18′	+22° 14′	− 12° 35′	− 2° 9′	− 3° 14′	+ 46° 14′	41° 21′	42° 11′	−166° 49′	51° 19′	52° 20′
9	− 4° 30′	+ 4° 2′	+ 4° 25′	− 7° 31′	− 2° 48′	− 3° 17′	+ 9° 34′	38° 13′	38° 48′	−174° 0′	52° 20′	53° 17′
10	+ 0° 28′	− 3° 30′	− 3° 30′	− 5° 38′	− 1° 0′	− 2° 9′	+ 11° 57′	38° 10′	39° 30′	−179° 28′	53° 43′	54° 41′
11	− 6° 44′	+ 6° 55′	+ 7° 23′	− 6° 59′	+ 4° 29′	+ 5° 37′	+ 19° 46′	40° 0′	42° 15′	+179° 16′	50° 40′	51° 21′
12	− 15° 21′	+13° 47′	+14° 25′	− 10° 41′	+11° 31′	+12° 48′	+ 24° 39′	38° 4′	39° 46′	+179° 29′	45° 19′	45° 44′
13	− 35° 8′	+17° 39′	+19° 6′	− 20° 14′	+23° 46′	+25° 34′	+ 40° 45′	34° 12′	36° 6′	− 8° 17′	34° 2′	34° 5′
14	− 79° 30′	+25° 53′	+26° 59′	− 31° 42′	+38° 59′	+40° 24′	+ 84° 37′	39° 42′	34° 35′	+ 3° 30′	32° 36′	32° 56′
15	−104° 21′	+24° 23′	+25° 22′	− 73° 55′	+51° 9′	+52° 18′	+113° 5′	41° 36′	43° 22′	+ 2° 39′	33° 31′	33° 41′
16	−116° 32′	+20° 19′	+21° 7′	−134° 46′	+53° 32′	+54° 43′	+128° 58′	43° 25′	45° 3′	− 1° 27′	36° 28′	36° 34′
17	−119° 27′	+15° 9′	+15° 51′	−160° 25′	+50° 54′	+52° 13′	+139° 51′	44° 43′	46° 15′	− 58° 32′	38° 59′	39° 6′
18	− 93° 24′	+ 9° 51′	+10° 16′	−173° 20′	+45° 22′	+46° 48′	+150° 28′	45° 24′	46° 51′	−167° 55′	40° 57′	41° 20′
19	− 13° 18′	+ 5° 35′	+ 5° 55′	+173° 18′	+36° 49′	+38° 11′	+159° 52′	46° 40′	48° 4′	−167° 31′	43° 11′	44° 2′
20	+ 1° 58′	+ 2° 35′	+ 2° 56′	+111° 25′	+24° 54′	+26° 6′	+167° 28′	48° 43′	50° 4′	−110° 20′	43° 30′	44° 20′
21	+ 1° 18′	+ 1° 9′	+ 1° 21′	+ 16° 1′	+ 9° 43′	+10° 47′	+174° 23′	50° 26′	51° 41′	− 19° 8′	43° 38′	44° 35′
22	+ 0° 32′	+ 1° 24′	+ 1° 28′	+ 2° 31′	− 5° 24′	− 5° 29′	−178° 55′	51° 34′	52° 59′	− 10° 1′	42° 26′	43° 12′
23	+ 2° 44′	+ 4° 55′	+ 5° 15′	+ 0° 16′	− 6° 15′	− 6° 16′	−176° 36′	51° 1′	52° 12′	− 13° 44′	44° 10′	45° 33′
24	+ 5° 14′	+11° 30′	+12° 2′	+ 10° 3′	+ 5° 35′	+ 6° 35′	−168° 3′	47° 18′	48° 34′	− 20° 20′	45° 35′	47° 13′
25	+ 10° 51′	+20° 18′	+21° 15′	+ 12° 29′	+ 4° 8′	+ 5° 41′	−106° 33′	40° 2′	41° 4′	− 14° 36′	35° 44′	36° 4′
26	+ 23° 22′	+34° 53′	+36° 24′	+ 30° 12′	+12° 43′	+14° 3′	− 11° 33′	32° 22′	33° 13′	− 31° 13′	38° 4′	38° 37′
27	+ 47° 0′	+51° 45′	+52° 45′	+ 61° 3′	+17° 35′	+18° 52′	− 1° 24′	33° 57′	34° 5′	− 64° 37′	40° 5′	41° 1′
28	+133° 19′	+60° 6′	+60° 46′	+ 88° 41′	+16° 4′	+17° 31′	+ 5° 33′	35° 16′	35° 9′	− 93° 41′	42° 55′	44° 0′
29	+162° 21′	+60° 55′	+61° 37′	+106° 26′	+12° 25′	+13° 46′	+ 8° 15′	38° 3′	37° 59′	−115° 58′	45° 4′	46° 12′
30	+170° 50′	+57° 22′	+58° 7′	+105° 13′	+ 8° 11′	+ 9° 26′	+ 27° 23′	41° 17′	41° 27′	−132° 33′	46° 19′	47° 24′
31	+177° 23′	+50° 13′	+51° 1′	− 1° 48′	+ 4° 25′	+ 6° 3′	−179° 12′	42° 34′	43° 9′	−144° 11′	47° 26′	48° 30′

Digitized by Google

Nr.	Kniegelenk						I. Fussgelenk						Nr.
	rechts			links			rechts			links			
	$\alpha_4 - \alpha_3$	$\varphi_3 - \varphi_4$	$\beta_{3,4}$	$\alpha_3 - \alpha_2$	$\varphi_2 - \varphi_3$	$\beta_{2,3}$	$\alpha_6 - \alpha_5$	$\varphi_5 - \varphi_6$	$\beta_{5,6}$	$\alpha_7 - \alpha_5$	$\varphi_7 - \varphi_5$	$\beta_{5,7}$	
1	+116° 3′	+45° 34′	+46° 8′	+114° 58′	+13° 57′	+14° 9′	+ 12° 35′	33° 48′	33° 45′	−138° 7′	45° 24′	46° 52′	1
2	+158° 24′	+42° 29′	+43° 8′	+117° 8′	+10° 15′	+10° 27′	+129° 6′	36° 28′	36° 27′	−152° 46′	47° 4′	48° 26′	2
3	+169° 53′	+36° 24′	+37° 18′	+ 53° 53′	+ 7° 5′	+ 7° 15′	+167° 54′	39° 3′	39° 6′	−164° 27′	48° 48′	51° 51′	3
4	+179° 56′	+26° 50′	+27° 48′	+ 3° 22′	+ 4° 24′	+ 4° 34′	+166° 9′	39° 28′	39° 35′	−172° 43′	50° 52′	52° 10′	4
5	− 17° 4′	+13° 35′	+14° 22′	− 2° 55′	+ 2° 22′	+ 2° 38′	+ 6° 42′	38° 15′	38° 19′	−178° 43′	52° 44′	54° 1′	5
6	− 5° 42′	− 1° 50′	− 2° 29′	− 2° 45′	+ 0° 46′	+ 1° 9′	− 0° 38′	36° 39′	36° 40′	+177° 42′	54° 57′	56° 7′	6
7	+ 0° 9′	−14° 14′	−14° 22′	− 3° 14′	+ 1° 27′	+ 1° 52′	− 1° 3′	36° 38′	36° 30′	+175° 57′	56° 35′	57° 35′	7
8	+ 0° 32′	−11° 14′	−11° 21′	− 3° 50′	+ 3° 50′	+ 4° 13′	+ 1° 6′	37° 24′	37° 24′	+172° 7′	52° 48′	53° 40′	8
9	− 6° 1′	− 1° 7′	− 2° 30′	− 6° 14′	+ 8° 27′	+ 9° 0′	+ 2° 51′	36° 9′	36° 19′	+169° 16′	48° 26′	49° 3′	9
10	− 8° 47′	− 2° 7′	− 3° 30′	− 11° 19′	+17° 48′	+18° 36′	+ 0° 44′	25° 46′	25° 49′	+164° 33′	42° 10′	42° 25′	10
11	− 15° 51′	+ 5° 54′	+ 7° 42′	− 23° 47′	+33° 46′	+34° 54′	+ 6° 15′	29° 1′	29° 9′	+ 6° 35′	35° 50′	36° 5′	11
12	− 27° 23′	+11° 38′	+12° 54′	− 42° 11′	+50° 0′	+50° 40′	+ 18° 54′	33° 50′	34° 7′	+ 9° 28′	38° 17′	38° 37′	12
13	− 36° 2′	+ 7° 16′	+ 8° 36′	−119° 28′	+58° 19′	+58° 51′	+ 25° 27′	35° 13′	35° 30′	+ 11° 51′	41° 6′	41° 29′	13
14	− 52° 18′	+ 0° 54′	+ 3° 55′	−160° 47′	+59° 14′	+60° 4′	+ 24° 21′	36° 22′	36° 32′	+ 15° 21′	42° 47′	43° 18′	14
15	−161° 7′	− 3° 55′	− 4° 52′	−174° 19′	+56° 24′	+57° 32′	+ 31° 1′	37° 31′	37° 45′	+176° 32′	45° 4′	45° 44′	15
16	+ 62° 44′	− 6° 25′	− 6° 53′	+177° 32′	+49° 40′	+50° 55′	+135° 50′	39° 20′	39° 28′	−178° 40′	47° 27′	48° 45′	16
17	+ 20° 44′	− 9° 10′	− 9° 30′	+167° 21′	+39° 20′	+40° 42′	+177° 7′	41° 28′	41° 53′	−170° 0′	48° 0′	49° 46′	17
18	+ 10° 33′	−11° 53′	−12° 5′	+116° 52′	+26° 7′	+27° 32′	174° 7′	43° 40′	44° 6′	−116° 56′	48° 32′	49° 51′	18
19	+ 5° 14′	−12° 5′	−12° 13′	+ 15° 15′	+ 9° 29′	+10° 39′	−169° 3′	45° 25′	45° 51′	− 16° 54′	48° 27′	49° 19′	19
20	+ 4° 1′	−11° 21′	−11° 29′	− 2° 46′	− 4° 58′	− 5° 10′	−166° 6′	46° 57′	47° 20′	− 5° 33′	46° 34′	46° 55′	20
21	+ 4° 23′	− 8° 42′	− 8° 58′	− 1° 52′	− 5° 1′	− 5° 6′	−163° 46′	46° 17′	46° 35′	− 8° 17′	47° 26′	48° 6′	21
22	+ 6° 58′	− 2° 37′	− 4° 12′	+ 0° 44′	+ 2° 6′	+ 2° 9′	−160° 26′	43° 21′	43° 32′	− 10° 14′	46° 11′	47° 3′	22
23	+ 10° 14′	+ 5° 55′	+ 7° 17′	+ 11° 47′	+ 5° 25′	+ 6° 27′	−131° 54′	35° 25′	35° 32′	− 15° 25′	37° 36′	38° 27′	23
24	+ 18° 56′	+19° 51′	+20° 50′	+ 25° 38′	+12° 2′	+12° 53′	− 18° 34′	27° 4′	27° 20′	− 25° 25′	38° 34′	39° 0′	24
25	+ 30° 27′	+35° 16′	+35° 50′	+ 64° 57′	+15° 33′	+16° 21′	− 6° 10′	27° 48′	27° 52′	− 68° 27′	40° 59′	41° 54′	25
26	+ 61° 36′	+43° 35′	+44° 5′	+107° 52′	+13° 50′	+14° 28′	+ 2° 24′	29° 22′	29° 21′	−114° 14′	43° 13′	44° 6′	26
27	+123° 12′	+44° 19′	+44° 56′	+124° 24′	+ 9° 21′	+10° 4′	+ 7° 50′	32° 4′	32° 3′	−133° 37′	44° 12′	45° 5′	27
28	+159° 35′	+41° 47′	+42° 38′	+102° 28′	+ 5° 13′	+ 5° 58′	+129° 39′	34° 21′	34° 27′	−148° 1′	45° 0′	45° 50′	28
29	+177° 43′	+35° 33′	+36° 40′	− 9° 48′	+ 2° 10′	+ 2° 55′	+161° 49′	36° 13′	36° 24′	−161° 54′	46° 26′	47° 18′	29
30	−156° 47′	+26° 1′	+27° 36′	− 8° 51′	− 0° 6′	− 1° 27′	+144° 34′	36° 17′	36° 37′	−170° 20′	47° 56′	48° 49′	30
31	− 52° 12′	+14° 4′	+16° 3′	− 6° 39′	− 1° 0′	− 1° 36′	+ 44° 55′	36° 21′	36° 41′	−175° 34′	50° 34′	51° 30′	31

lichen Gelenkwinkel die schon weiter oben discutirten Gelenkdiagramme auf den Tafeln V, VI und VII verwenden. Hat man dagegen für eine weitergehende Untersuchung die Gelenkwinkel als Grundlage zu nehmen, so darf man natürlich nicht auf die genannten Diagramme zurückgreifen, sondern muss die in den obigen Tabellen niedergelegten genauen Werthe der Winkel β verwenden.

Digitized by Google

Rückblick.

Die vorliegende Abhandlung gibt zunächst einen Ausblick auf die weiter anzustellenden Untersuchungen über den Gang des Menschen. Dieselben steuern schliesslich alle dem gleichen Endziele zu, die Rolle aufzudecken, welche den einzelnen Muskeln bei der Hervorbringung der Bewegungen des Gehens zugetheilt ist. Um diesem Endziel näher zu kommen, muss zuerst eine eingehende Kenntniss des wechselnden Bewegungszustandes des menschlichen Körpers für den ganzen Verlauf eines Doppelschrittes erworben werden. Dann erst kann man hoffen, mit Hülfe der Differentialgleichungen der Bewegung das Ziel zu erreichen.

Die Bewegungsgleichungen des menschlichen Körpers besitzen zwar eine sehr verwickelte Form. Sie lassen aber, wie in einem ersten Abschnitt der Arbeit ausführlich auseinandergesetzt worden ist, eine für die weitere Untersuchung sehr werthvolle und verhältnissmässig einfache Interpretation zu, welche nicht nur volles Licht auf die gegenseitige Beeinflussung der einzelnen Körpertheile in ihren Bewegungen wirft, sondern auch vor allen Dingen gestattet, die Gleichungen selbst im gegebenen Falle ohne Mühe hinzuschreiben.

Die übrigen Abschnitte der Abhandlung liefern einen weiteren Beitrag zur Kenntniss der beim Gange des Menschen befolgten Bewegungsgesetze, indem sie sich mit der Bewegung der unteren Extremitäten beschäftigen.

Die Möglichkeit, ohne neue Versuche den Ablauf der Bewegungen der verschiedenen Glieder bis ins Einzelnste darzustellen, ist durch die im I. Theil ausführlich beschriebene Beziehung des ganzen Bewegungsvorganges auf ein rechtwinkliges räumliches Coordinatensystem gegeben. Während im I. Theil die Bahncurven der verschiedenen Gelenkmittelpunkte und einiger anderer für das Gehen wichtiger Punkte des menschlichen Körpers, und im II. Theil die Bahn des Gesammtschwerpunktes mit den zugehörigen Geschwindigkeiten und Beschleunigungen abgeleitet worden sind, gibt

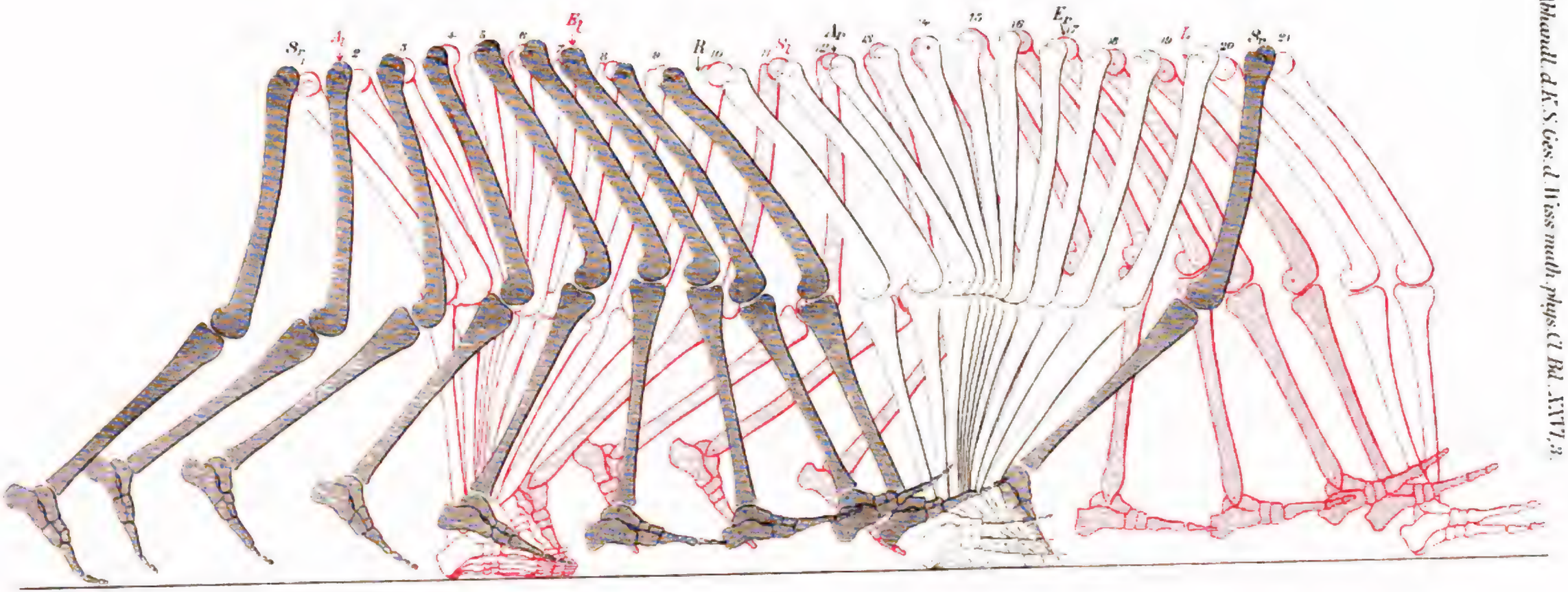
der vorliegende III. Theil einen Ueberblick über das Verhalten der unteren Extremitäten im Verlauf eines Doppelschrittes. Es finden sich zunächst sowohl die Drehungen abgeleitet, welche die drei Abschnitte der Beine in der Projection des ganzen Bewegungsvorganges auf die Gangebene ausführen, als auch die damit im Zusammenhang stehenden gleichzeitigen Bewegungen in den Knie- und Fussgelenken.

Ein Vergleich der gewonnenen Resultate mit der Darstellung der successiven Stellungen der Beine, welche die Brüder Wilhelm und Eduard Weber in ihrer Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge gegeben haben, zeigt, dass die Weber'schen Anschauungen sich angesichts der durch die Momentphotographie aufgedeckten Thatsachen nicht mehr halten lassen. Insbesondere ergibt sich, dass die drei Principien, welche für die beiden Forscher die Grundlage zu ihrer Theorie des Gehens abgegeben haben, auch nicht annähernd erfüllt sind. Die Brüder Weber hielten es im Interesse eines regelmässigen Ganges für absolut nothwendig, dass das vorn aufgesetzte Bein in demselben Moment senkrecht steht, in welchem das hintere Bein sich vom Boden ablöst, um seine Schwingung nach vorn zu beginnen (Princip der anfänglichen Stellung). In Wirklichkeit trifft aber in diesem Moment die Verticale, welche man durch den Mittelpunkt des Hüftgelenks des vorderen Beins gelegt denkt, den Fussboden weit hinter dem aufgesetzten Fuss; sie liegt sogar näher an der Fussspitze des hinteren als an der des vorderen Beines. Ferner nahmen die Brüder Weber an, dass die Streckkraft des aufgesetzten Beins, in verticaler Richtung geschätzt, immer gleich dem Gewicht des Körpers sei (Princip des Maasses der Anstrengung). Es hat sich jedoch herausgestellt, dass diese verticale Componente der Streckkraft theils bis unter die Hälfte des Gewichts herabsinkt, theils um etwa die Hälfte des Gewichts das letztere übertrifft. Auch die Gültigkeit des dritten Princips, welches behauptet, dass die Richtung des Druckes, den wir mit dem aufgesetzten Fuss gegen den Boden ausüben, immer durch den Schwerpunkt des Körpers hindurchgeht (Princip der Richtung der Streckung), lässt sich nicht erweisen.

Alle drei Grundprincipien der Brüder Weber entsprechen dem idealen Falle einer geradlinigen horizontalen Bewegung des Gesammtschwerpunktes mit constanter Geschwindigkeit, während der

Schwerpunkt in Wirklichkeit eine doppelt gekrümmte Bahn mit theils beschleunigter, theils verzögerter Bewegung durchläuft. Diese Kenntniss der genauen Bewegung des Schwerpunktes konnten die Brüder Weber aber mit ihren geringen Hülfsmitteln nicht erwerben. Es fehlte ihnen vor allen Dingen die der Forschung auf dem Gebiete der Bewegungsphysiologie so grosse Dienste leistende Momentphotographie, um die successiven Bewegungsphasen direct fixiren zu können. Wenn nun mit den drei Grundpfeilern für die Weber'sche Theorie des Gehens auch die letztere selbst ihre strenge Gültigkeit verliert, so kann dadurch jedoch die Bedeutung der „Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge" für die Wissenschaft nicht herabgemindert werden. Dieselbe ist und bleibt für alle Zeiten ein classisches Werk, welches den Anfang einer exacten Forschung auf dem Gebiete der Bewegungsphysiologie bildet.

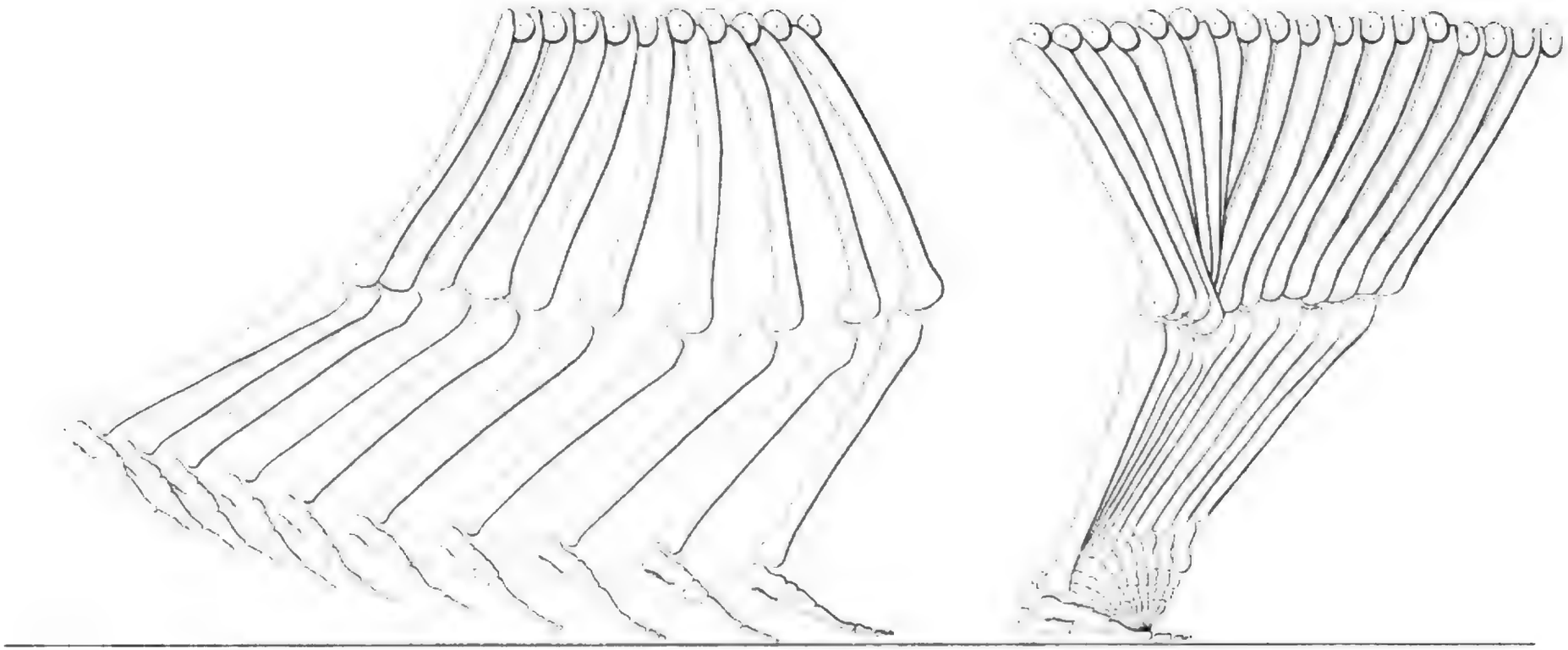
Durch die Darstellung des Bewegungsvorganges in der Projection auf die Gangebene ist zunächst nur ein Ueberblick über die Aufeinanderfolge der Stellungen der unteren Extremitäten und der zugehörigen Gelenkbewegungen, aber noch nicht das ausreichende Fundament für die weitere Analyse der Beinbewegungen gewonnen. Für diesen Zweck, insbesondere für die Ableitung der Winkelgeschwindigkeiten und Winkelbeschleunigungen, mit denen die einzelnen Abschnitte der Beine im Raume ihre Richtung ändern, muss man die genauen Werthe von Winkelcoordinaten kennen, durch welche die Stellung eines jeden Körpertheils im Raume eindeutig bestimmt wird. Hierzu reicht infolge des Zusammenhanges der einzelnen Glieder die Angabe zweier Winkel für jeden Körpertheil aus. In der Arbeit finden sich nun für alle durch die Photographie fixirten Bewegungsphasen der drei Versuche die Werthe der Winkel berechnet, welche die Projectionen der Längsaxen der einzelnen Abschnitte der Beine auf die Gangebene und die zur Gangrichtung senkrechte Ebene mit der nach unten gerichteten Verticalen bilden. Ferner sind auch die Werthe der Gelenkwinkel sowohl für das Kniegelenk wie für das I. Fussgelenk, d. h. also der Winkel, welche in den einzelnen Bewegungsphasen die Längsaxe des distalen mit der Verlängerung der Längsaxe des proximalen der beiden durch das betreffende Gelenk verbundenen Glieder im Raume bildet, berechnet worden.



Successive Stellungen der beiden Beine im Verlauf eines Doppelschrittes (Das rechte Bein ist schwarz, das linke roth gezeichnet. Die Bewegungphasen, welche der Periode des Schwingens eines Beins angehören, sind durch Schraffirung vor den anderen hervorgehoben worden. Das Intervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Phasen beträgt genau den 10ten Theil der Dauer eines einfachen Schrittes.)

Digitized by Google

Periode des Schwingens *Periode des Aufstehens.*



Successive Stellungen des rechten Beins im Verlauf eines Doppelschrittes nach Angabe der Brüder Weber.

(Genaue Copie der Figur 3 auf Tafel XII der Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge.)

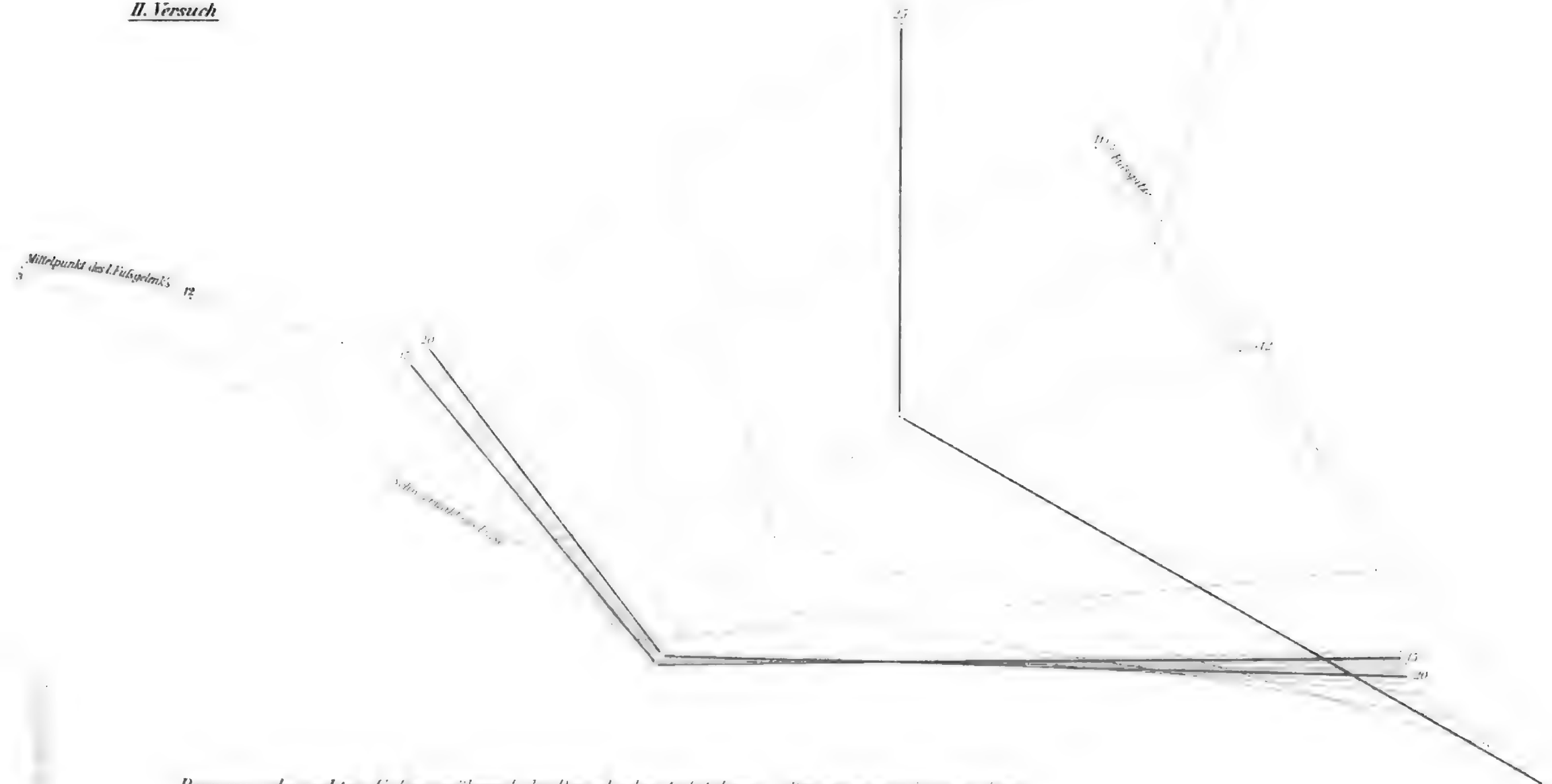
Taf. I.

Bewegung des rechten Fußes während der Periode des Aufstehens. (Projection auf die Umgebene)

(natürliche Größe).

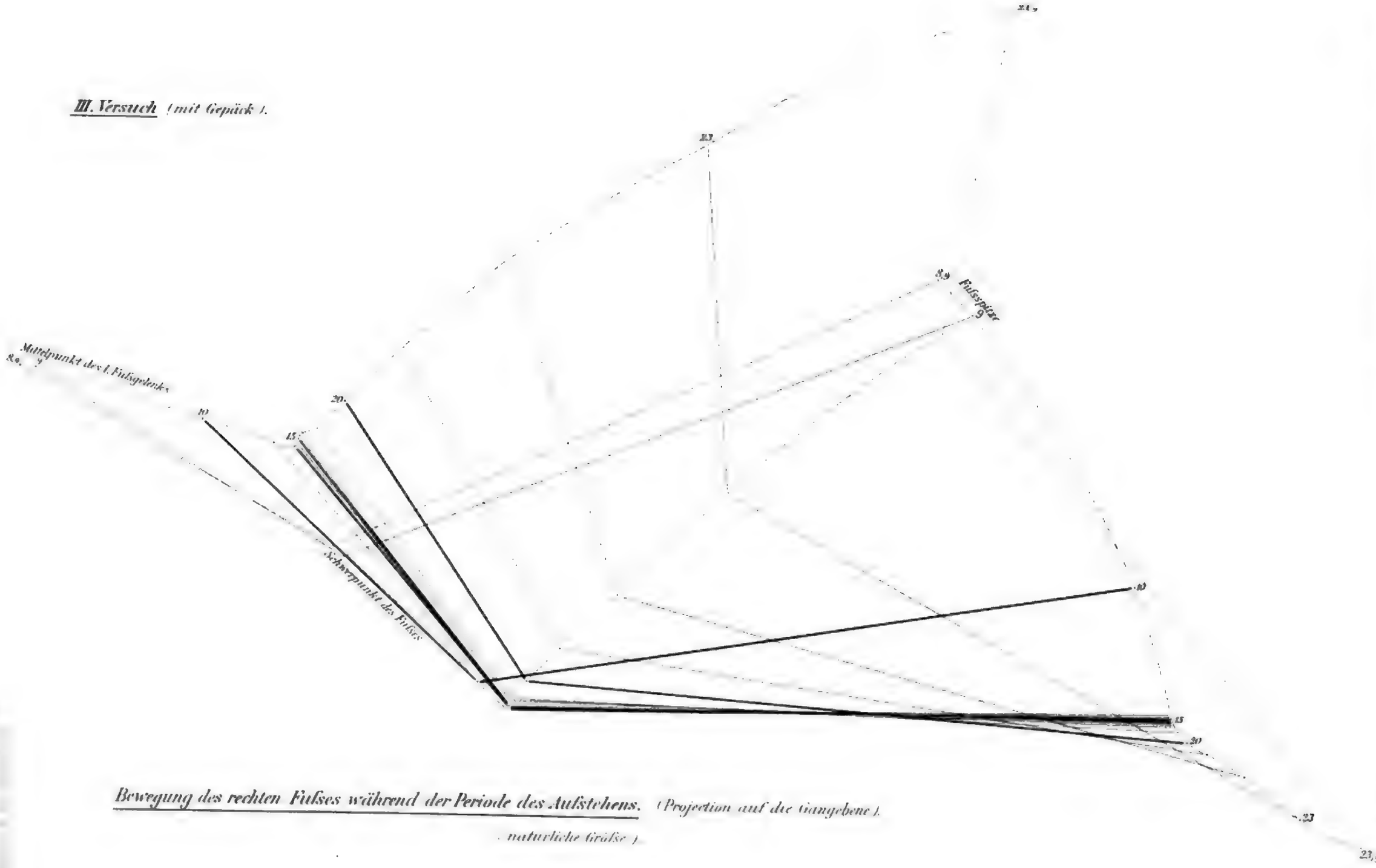
I. Versuch

II. Versuch



***Bewegung des rechten** Fußes während der Periode des Aufstehens.* (Projection auf die Ebene
(natürliche Größe)

III. Versuch (mit Gepäck).



Bewegung des rechten Fußes während der Periode des Aufstehens. (Projection auf die Gangebene).

(natürliche Größe).

Abhandl. d. K. S. Ges. d. Wiss. math. phys. Cl. Bd. XXVI, 3.

I. Versuch.

Diagramme für die Winkel φ und für die Differenzen der zu zwei benachbarten Gliedern gehörenden Winkel φ.

Diagramme für die Winkel ψ.

I. Versuch.

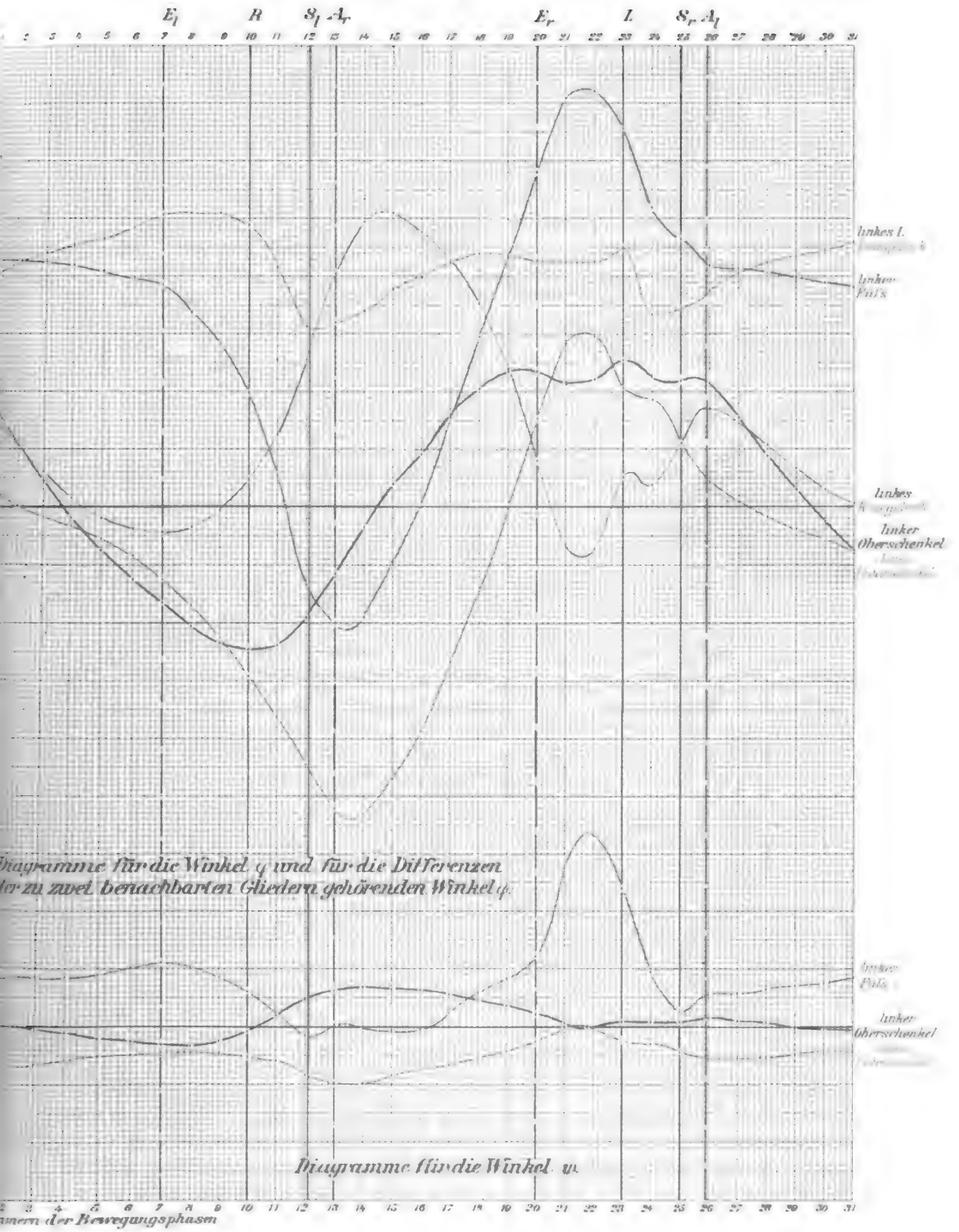
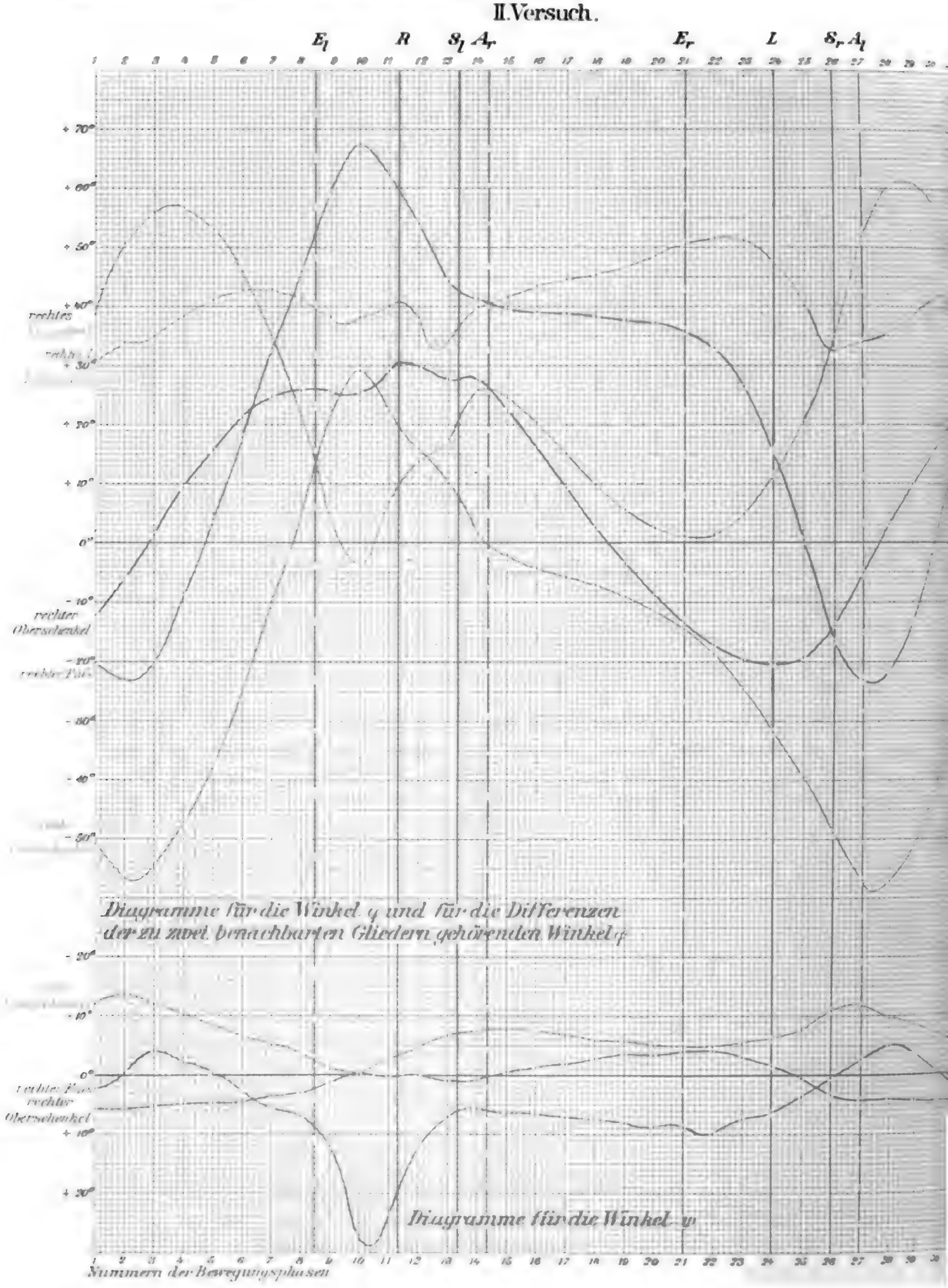


Diagramme für die Winkel φ und für die Differenzen der zu zwei benachbarten Gliedern gehörenden Winkel φ.

Diagramme für die Winkel ψ.

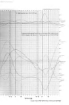
innern der Bewegungsphasen


II. Versuch.
E_l
R
S_l A_r
E_r
L
S_r A_l
+ 70°
+ 60°
+ 50°
+ 40°
rechtes
+ 30°
+ 20°
+ 10°
0°
- 10°
rechter Oberschenkel
- 20°
- 30°
- 40°
Diagramme für die Winkel φ und für die Differenzen der zu zwei benachbarten Gliedern gehörenden Winkel φ
- 20°
- 10°
0°
rechter Oberschenkel
+ 10°
+ 20°
Diagramme für die Winkel ψ
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30
Nummern der Bewegungsphasen

II. Versuch.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Digitized by Google

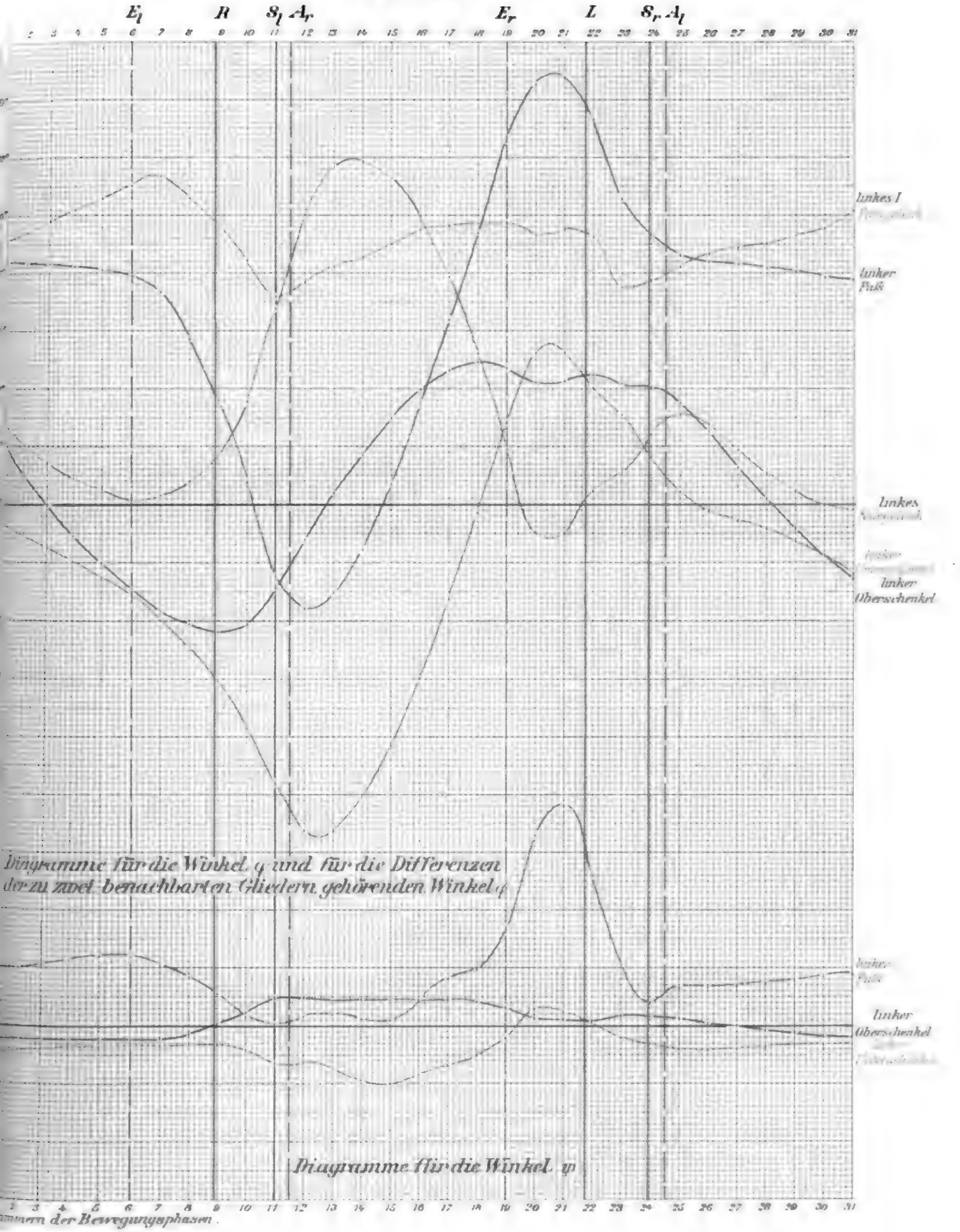


Abhandl. d. K. S. Ges. d. Wiss. math. phys. Cl. Bd. XXVI. 3.

III. Versuch.

Digitized by Google

III. Versuch.



Lith. Anst. v. A. Funke Leipzig

ZEHNTER BAND. (XV. Bd.) Mit 7 Tafeln. hoch 4. 1874. brosch. Preis 21 M.

W. WEBER, Elektrodynam. Maassbestimmungen, insbes. über das Princip der Erhaltung der Energie. 1871. 1 M 60 Pf.
P. A. HANSEN, Untersuch. d. Weges e. Lichtstrahls durch e. belieb. Anzahl v brechenden sphär. Oberflächen. 1871. 3 M 60 Pf.
C. BRUHNS und E. WEISS, Bestimmung der Längendifferenz zwischen Leipzig und Wien. 1872. 2 M.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 9. Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. d. Schwerspathes. M. 4 Taf. 1872. 2 M.
— Elektr. Untersuch. 10. Abhdl.: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Aragonites. Mit 3 Taf. 1872. 2 M.
C. NEUMANN, Ueber die den Kräften elektrodynam. Ursprungs zuzuschreibenden Elementargesetze. 1873. 3 M 80 Pf.
P. A. HANSEN, Von der Bestimmung der Theilungsfehler eines gradlinigen Maassstabes. 1874. 4 M.
— Ueber d. Darstell. d. grad. Aufsteig. u. Abweich. d. Mondes in Funktion d. Länge in d. Bahn u. d. Knotenlänge. 1874. 1 M.
— Dioptr. Untersuch. mit Berücksicht. d. Farbenzerstreuung u. d. Abweich. wegen Kugelgestalt. 2. Abhdlg. 1874. 2 M.

ELFTER BAND. (XVIII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 21 M.

G. T. FECHNER, Ueber den Ausgangswerth der kleinsten Abweichungssumme, dessen Bestimmung, Verwendung und Verallgemeinerung. 1874. 2 M.
C. NEUMANN, Ueber das von Weber für die elektrischen Kräfte aufgestellte Gesetz. 1874. 3 M.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 11. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Kalkspathes, des Berylles, des Idocrases und des Apophyllites. Mit 3 Taf. 1875. 2 M.
P. A. HANSEN, Ueber die Störungen der grossen Planeten, insbesondere des Jupiter. 1875. 6 M.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 12. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Gypses, des Diopsids, des Orthoklases, des Albits und des Periklins. Mit 4 Taf. 1875. 2 M.
W. SCHEIBNER, Dioptrische Untersuchungen, insbesondere über das Hansen'sche Objectiv. 1876. 3 M.
C. NEUMANN, Das Weber'sche Gesetz bei Zugrundelegung der unitarischen Anschauungsweise. 1876. 1 M.
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbes. über die Energie der Wechselwirkung. Mit 1 Taf. 1878. 2 M.

ZWÖLFTER BAND. (XX. Bd.) Mit 13 Tafeln. hoch 4. 1883. brosch. Preis 22 M.

W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 13. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Apatits, Brucits, Coelestins, Prehnits, Natroliths, Skolezits, Datoliths und Axinits. Mit 3 Taf. 1878. 2 M.
W. SCHEIBNER, Zur Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1879. 5 M.
— Supplement zur Abhandlung über die Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1880. 1 M 50 Pf.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 14. Abhdlg.: Ueb. d. photo- u. thermoelektr. Eigensch. d. Flussspathes. M. 3 Taf. 1879. 2 M.
C. BRUHNS, Neue Bestimmung der Längendifferenz zwischen der Sternwarte in Leipzig und der neuen Sternwarte auf der Türkenschanze in Wien. 1880. 2 M 40 Pf.
C. NEUMANN, Ueber die peripolaren Coordinaten. 1880. 1 M 50 Pf.
— Die Vertheilung der Elektricität auf einer Kugelcalotte. 1880. 2 M 40 Pf.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 15. Abhandlung: Ueber die aktino- und piezoelektrischen Eigenschaften des Bergkrystalles und ihre Beziehung zu den thermoelektrischen. Mit 4 Tafeln. 1881. 2 M.
— Elektr. Untersuchungen. 16. Abhdlg.: Ueb. die thermoelektr. Eigensch. d. Helvins, Mellits, Pyromorphits, Mimetesits, Phenakits, Pennins, Dioptases, Strontianits, Witherits, Cerussits, Euklases und Titanits. Mit 3 Taf. 1882. 2 M.
— Elektr. Untersuch. 17. Abhdlg.: Ueber die bei einigen Gasentwickelungen auftretenden Elektricitäten. 1883. 1 M 80 Pf.

DREIZEHNTER BAND. (XXII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 30 M.

G. T. FECHNER, Ueber die Frage des Weber'schen Gesetzes u. Periodicitätsgesetzes im Geb. d. Zeitsinnes. 1884. 2 M 80 Pf.
— Ueber die Methode der richtigen und falschen Fälle in Anwendung auf die Maassbestimmungen der Feinheit oder extensiven Empfindlichkeit des Raumsinnes. 1884. 7 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die bei der Untersuchung von Gelenkbewegungen anzuwendende Methode, erläutert am Gelenkmechanismus des Vorderarmes beim Menschen. Mit 4 Taf. 1885. 2 M.
F. KLEIN, Ueber die ellipt. Normalcurven der n^{ten} Ordnung u. zugehörige Modulfunctionen der n^{ten} Stufe. 1885. 1 M 80 Pf.
C. NEUMANN, Ueber die Kugelfunctionen P_n und Q_n, insbesondere über die Entwicklung der Ausdrücke $P_n(ss_1 + \sqrt{1-s^2}\sqrt{1-s_1^2}\cos\Phi)$ und $Q_n(ss_1 + \sqrt{1-s^2}\sqrt{1-s_1^2}\cos\Phi)$. 1886. 2 M 40 Pf.
W. HIS, Zur Geschichte des menschl. Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Mit 1 Taf. u. 10 Holzschn. 1886. 2 M.
H. BRUNS, Über eine Aufgabe der Ausgleichungsrechnung. 1886. 2 M.
R. LEUCKART, Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues u. der Lebensgeschichte der Nematoden. Mit 3 Taf. 1887. 7 M.
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. 1. Abhdlg. Mit 11 Holzschn. 1887. 3 M 20 Pf.

VIERZEHNTER BAND. (XXIV. Bd.) Mit 54 Taf. u. 1 geolog. Karte. hoch 4. 1888. brosch. Preis 42 M.

J. WISLICENUS, Über die räumliche Anordnung der Atome in organischen Molekulen und ihre Bestimmung in geometrisch-isomeren ungesättigten Verbindungen. Mit 186 Fig. 2. Abdruck. 1889. 4 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Untersuchungen über die Gelenke des menschlichen Armes. 1. Th.: Das Ellenbogengelenk von O. Fischer. 2. Th.: Das Handgelenk von W. Braune und O. Fischer. Mit 12 Holzschn. u. 15 Taf. 1887. 5 M.
J. P. MALL, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Mit 6 Taf. 1887. 5 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Das Gesetz der Bewegungen in den Gelenken an der Basis der mittleren Finger und im Handgelenk des Menschen. Mit 2 Holzschn. 1887. 1 M.
O. DRASCH, Untersuch. über die papillae foliatae et circumvallatae d. Kaninchens u. Feldhasen. Mit 8 Taf. 1887. 4 M.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 18. Abhandlung: Fortsetzung der Versuche über das elektrische Verhalten der Quarz- und der Boracitkrystalle. Mit 3 Taf. 1887. 2 M.
W. HIS, Zur Gesch. des Gehirns, sowie der centralen u. peripher. Nervenbahnen. Mit 3 Taf. u. 27 Holzschn. 1888. 3 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Antheil, den die einzelnen Gelenke des Schultergürtels an der Beweglichkeit des menschlichen Humerus haben. Mit 3 Taf. 1888. 1 M 60 Pf.
G. HEINRICIUS und H. KRONECKER, Beiträge zur Kenntniss des Einflusses der Respirationsbewegungen auf den Blutlauf im Aortensysteme. Mit 5 Taf. 1888. 1 M 80 Pf.
J. WALTHER, Die Korallenriffe d. Sinaihalbinsel. Mit 1 geolog. Karte, 7 lithogr. Taf., 1 Lichtdrucktaf. u. 34 Zinkotyp. 1888. 6 M.
W. SPALTEHOLZ, Die Vertheilung der Blutgefässe im Muskel. Mit 3 Taf. 1888. 1 M 80 Pf.
S. LIE, Zur Theorie der Berührungstransformationen. 1888. 1 M.
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. Zweite Abhandlung. Mit 19 Holzschn. 1888. 6 M.

FÜNFZEHNTER BAND. (XXVI. Bd.) Mit 42 Tafeln. hoch 4. 1890. brosch. Preis 35 M.

B. PETER, Monographie der Sternhaufen G. C. 4460 und G. C. 1440, sowie einer Sterngruppe bei o Piscium. Mit 2 Taf. und 2 Holzschn. 1889. 4 M.
W. OSTWALD, Über die Affinitätsgrössen organ. Säuren u. ihre Bezieh. zur Zusammensetz. u. Constitution ders. 1889. 5 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die Rotationsmomente der Beugemuskeln am Ellbogengelenk des Menschen. Mit 5 Taf. und 6 Holzschn. 1889. 3 M.
W. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Mit 4 Taf. 1889. 3 M.
W. PFEFFER, Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889. 5 M.
A. SCHENK, Über Medullosa Cotta und Tubicaulis Cotta. Mit 3 Taf. 1889. 2 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen. Mit 17 Taf. und 18 Fig. 1889. 8 M.
W. HIS, Die Formentwickl. des menschl. Vorderhirns vom Ende des 1. bis z. Beginn des 3. Monats. Mit 1 Taf. 1889. 2 M 80 Pf.
J. GAULE, Zahl und Vertheilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Mit 10 Taf. 1889. 3 M.

SECHZEHNTER BAND. (XXVII. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 21 M.

P. STARKE, Arbeitsleistung u. Wärmeentwickelung bei der verzögerten Muskelzuckung. Mit 9 Taf. u. 3 Holzsch. 1890. 6 M.
W. PFEFFER, I. Über Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper. — II. Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen nebst Bemerk. über d. Aggregatzustand d. Protoplasmas u. über osmotische Vorgänge. Mit 2 Taf. und 1 Holzschn. 1890. 7 M.
J. WALTHER, Die Denudation in der Wüste und ihre geologische Bedeutung. Untersuchungen über die Bildung der Sedimente in den ägyptischen Wüsten. Mit 8 Taf. und 99 Zinkatzungen. 1891. 8 M.

SIEBZEHNTER BAND. (XXIX. Bd.) Mit 43 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 33 M.

W. HIS, Die Entw. d. menschl. Rautenhirns v. Ende d. 1. b. z. Beginn d. 3. Monats. I. Verläng. Mark. M. 4 Taf. u. 18 Holzsch. 1891. 4 M.
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Die Beweg. d. Kniegelenks, n. e. neu. Meth. am leb. Mensch. gemess. Mit 19 Taf. u. 6 Fig. 1891. 5 M.
R. HAHN, Mikrometr. Vermess. d. Sternhaufens M 762, ausgef. am zwölffüss. Äquatoreal d. Leipz. Sternwarte. M. 1 Taf. 1891. 6 M.
F. MALL, Das reticulirte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Mit 11 Taf. 1891. 5 M.
L. KREHL, Beiträge zur Kenntniss der Füllung und Entleerung des Herzens. Mit 7 Taf. 1891. 5 M.
J. HARTMANN, Die Vergrösserung des Erdschattens bei Mondfinsternissen. Mit 1 lithogr. Taf. u. 3 Textfig. 1891. 8 M.

ABHANDLUNGEN

DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN ZU LEIPZIG.

MATHEMATISCH-PHYSISCHE CLASSE.

ERSTER BAND. (I. Bd.*) Mit 3 Tafeln. hoch 4. 1852. brosch. Preis 18 ℳ 60 ₰.

A. F. MÖBIUS, Ueber die Grundformen der Linien der dritten Ordnung. Mit 1 Taf. 1849. 2 ℳ 40 ₰.
P. A. HANSEN, Auflösung eines beliebigen Systems von linearischen Gleichungen. — Ueber die Entwickelung der Grösse $(1-2\alpha H+\alpha^2)^{-\frac{1}{2}}$ nach den Potenzen von α. 1849. 1 ℳ 20 ₰.
A. SEEBECK, Ueber die Querschwingungen elastischer Stäbe. 1849. 1 ℳ.
C. F. NAUMANN, Ueber die cyclocentrische Conchospirale u. über das Windungsgesetz v. Planorbis Corneus. 1849. 1 ℳ.
W. WEBER Elektrodynamische Maassbestimmungen (Widerstandsmessungen). 2. Abdruck. 1863. 3 ℳ.
F. REICH, Neue Versuche mit der Drehwaage. 1852 2 ℳ.
M. W. DROBISCH, Zusätze zum Florentiner Problem. Mit 1 Taf. 1852. 1 ℳ 60 ₰.
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen (Diamagnetismus). Mit 1 Taf. 2. Abdruck. 1867. 2 ℳ.

ZWEITER BAND. (IV. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1855. brosch. Preis 20 ℳ.

M. W. DROBISCH, Ueber musikalische Tonbestimmung und Temperatur. Mit 1 Taf. 1852. 3 ℳ.
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. I. Mit 18 Taf. 1852. 4 ℳ.
P. A. HANSEN, Entwickelung des Products einer Potenz des Radius Vectors mit dem Sinus oder Cosinus eines Vielfachen der wahren Anomalie in Reihen, die nach den Sinussen oder Cosinussen der Vielfachen der wahren, excentrischen oder mittleren Anomalie fortschreiten. 1853. 3 ℳ.
—— Entwickelung der negativen und ungraden Potenzen der Quadratwurzel der Function $r^2+r'^2-2rr'(\cos U\cos U+\sin U\sin U'\cos J)$. 1854. 3 ℳ.
O. SCHLÖMILCH, Ueber die Bestimmung der Massen und der Trägheitsmomente symmetrischer Rotationskörper von ungleichförmiger Dichtigkeit. 1854. 80 ₰.
—— Ueber einige allgemeine Reihenentwickelungen und deren Anwendung auf die ellipt. Functionen. 1854. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Die Theorie des Aequatoreals. 1855. 2 ℳ 40 ₰.
( ) NAUMANN, Ueber die Rationalität der Tangenten-Verhältnisse tautozonaler Krystallflächen. 1855. 1 ℳ.
A. F. MÖBIUS, Die Theorie der Kreisverwandtschaft in rein geometrischer Darstellung. 1855. 2 ℳ.

DRITTER BAND. (V. Bd.) Mit 15 Tafeln. hoch 4. 1857. brosch. Preis 19 ℳ 20 ₰.

M. W. DROBISCH, Nachträge zur Theorie der musikalischen Tonverhältnisse. 1855. 1 ℳ 20 ₰.
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Methode z. Berechn. d. absol. Störung. d. klein. Planeten. 1. Abhdlg. 1856. 5 ℳ.
R. KOHLRAUSCH und W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere Zurückführung der Stromintensitäts-Messungen auf mechanisches Maass 2 Abdruck. 1889 1 ℳ 60 ₰.
H. D'ARREST, Resultate aus Beobachtungen der Nebelflecken und Sternhaufen. Erste Reihe. 1856. 2 ℳ 40 ₰.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 1. Abhdlg.: Ueb. d. Mess. d. atmosph. Elektricität nach absol. Maasse. M. 2 Taf. 1856. 6 ℳ.
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. II. Mit 13 Taf. 1857. 4 ℳ.

VIERTER BAND. (VI. Bd.) Mit 29 Tafeln. hoch 4. 1859. brosch. Preis 22 ℳ 50 ₰.

P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm Methode z. Berechn d. absol. Störungen d. klein. Planeten. 2. Abhdlg. 1857. 4 ℳ.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuchungen. 2 Abhdlg.: Ueber die thermo-elektr Eigensch. des Boracites. 1857. 2 ℳ 40 ₰.
— Elektr. Untersuch. 3. Abhdl.: Ueber Elektricitätserregung zwischen Metallen und erhitzten Salzen. 1858. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Theorie der Sonnenfinsternisse und verwandten Erscheinungen. Mit 2 Taf. 1858. 6 ℳ.
G. T. FECHNER, Ueber ein wicht. psychophys. Grundgesetz u. dessen Beziehung zur Schätzung der Sterngrössen. 1858. 2 ℳ.
W. HOFMEISTER, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellentheilung wachsendem Endosperm. Mit 27 Taf. 1859. 8 ℳ.

FÜNFTER BAND. (VII. Bd.) Mit 30 Tafeln. hoch 4. 1861. brosch. Preis 24 ℳ.

W. G. HANKEL, Elektr Untersuch. 4 Abhdlg : Ueber das Verhalten d. Weingeistflamme in elektr. Beziehung. 1859. 2 ℳ.
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Meth. z. Berechn. d. absol. Störung. d. klein. Planeten. 3. Abhdlg. 1859. 7 ℳ 20 ₰.
G. T FECHNER, Ueber einige Verhältnisse des binocularen Sehens. 1860 5 ℳ 60 ₰.
G. METTENIUS, 2 Abhdlgen.: I. Beitr. z. Anatomie d. Cycadeen. Mit 5 Taf. II. Ueber Seitenknospen bei Farnen. 1860. 3 ℳ.
W. HOFMEISTER, Neue Beitr. z. Kenntn. d Embryobildung d. Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Mit 25 Taf. 1861. 8 ℳ.

SECHSTER BAND (IX. Bd.) Mit 10 Tafeln. hoch 4. 1864. brosch. Preis 19 ℳ 20 ₰.

W. G HANKEL, Elektr. Untersuch. 5. Abhdl.: Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 1. Theil. 1861. 1 ℳ 60 ₰.
Messungen über die Absorption der chemischen Strahlen des Sonnenlichtes. 1862. 1 ℳ 20 ₰.
P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn. d. in d Mondtafeln angewandten Störungen. 1. Abhdl. 1862. 9 ℳ.
G. METTENIUS, Ueber den Bau von Angiopteris. Mit 10 Taf. 1863. 4 ℳ 40 ₰.
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere über elektrische Schwingungen. 1864. 3 ℳ.

SIEBENTER BAND. (XI. Bd.) Mit 5 Tafeln. hoch 4. 1865. brosch. Preis 17 ℳ.

P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn d. in d. Mondtafeln angewandten Störungen. 2. Abhdl. 1864. 9 ℳ.
G. METTENIUS, Ueber die Hymenophyllaceae. Mit 5 Taf. 1864. 8 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Relationen einestheils zw. Summen u. Differenzen u. anderntheils zw. Integralen u. Differentialen. 1865. 2 ℳ.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 6 Abhdl : Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 2. Theil. 1865. 2 ℳ 80 ₰.

ACHTER BAND. (XIII. Bd.) Mit 3 Tafeln. hoch 4. 1869. brosch. Preis 24 ℳ.

P. A. HANSEN, Geodätische Untersuchungen. 1865. 5 ℳ 60 ₰.
— Bestimmung des Längenunterschiedes zwischen den Sternwarten zu Gotha und Leipzig, unter seiner Mitwirkung ausgeführt von Dr. Auwers und Prof. Bruhns im April des Jahres 1865. Mit 1 Figurentafel. 1866. 2 ℳ 80 ₰.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 7 Abhdl : Ueber die thermoelektr Eigensch d. Bergkrystalles. M. 2 Taf. 1866. 2 ℳ 40 ₰.
P. A. HANSEN, Tafeln der Egeria mit Zugrundelegung der in den Abhandlungen der K. S. Ges. d. Wiss. in Leipzig veröffentlichten Störungen dieses Planeten berechnet und mit einleitenden Aufsätzen versehen. 1867. 6 ℳ 80 ₰.
— Von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1867. 6 ℳ.

NEUNTER BAND. (XIV. Bd.) Mit 6 Tafeln. hoch 4. 1871. brosch. Preis 18 ℳ.

P. A. HANSEN, Fortgesetzte geodätische Untersuchungen, bestehend in zehn Supplementen zur Abhandlung von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1868. 5 ℳ 40 ₰.
Entwickelung eines neuen veränderten Verfahrens zur Ausgleichung eines Dreiecksnetzes mit besonderer Betrachtung des Falles, in welchem gewisse Winkel vorausbestimmte Werthe bekommen sollen. 1869. 3 ℳ.
— Supplem. z. d. geodät. Untersuch. benannten Abhdlg., die Reduction d. Winkel eines sphäroid. Dreiecks betr. 1869. 2 ℳ.
W. G HANKEL, Elektr. Untersuch. 8. Abhdl. Ueber die thermoelektr. Eigensch. des Topases. Mit 4 Taf 1870 2 ℳ 40 ₰.
P. A. HANSEN, Bestimmung der Sonnenparallaxe durch Venusvorübergänge vor der Sonnenscheibe mit besonderer Berücksichtigung des im Jahre 1874 eintreffenden Vorüberganges. Mit 2 Planigloben. 1870. 3 ℳ.
G. T FECHNER, Zur experimentalen Aesthetik. 1 Theil. 1871 2 ℳ.

*) Die eingeklammerten römischen Ziffern geben die Zahl des Bandes in der Reihenfolge der Abhandlungen beider Classen an.

JUN 22 1901
LIBRARY
Harvard

LECITHOBLAST UND ANGIOBLAST DER WIRBELTHIERE.

HISTOGENETISCHE STUDIEN

VON

WILHELM HIS.

Des XXVI. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe
der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften

N° IV.

MIT 102 TEXTFIGUREN.

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER
1900.

Einzelpreis: 8 Mark.

Vorgetragen für die Abhandlungen am 2. Juli 1900.
Das Manuscript eingereicht am 21. Juli 1900.
Den letzten Bogen druckfertig erklärt am 17. November 1900.

LECITHOBLAST UND ANGIOBLAST DER WIRBELTHIERE.

HISTOGENETISCHE STUDIEN

VON

WILHELM HIS.

Unter obigem Titel fasse ich eine Anzahl von Studien zusammen, zu denen ich seit Jahren Material zu sammeln bestrebt gewesen bin. Wäre ich jünger, so hätte ich wohl noch eine fernere Anzahl von Jahren verstreichen lassen, ehe ich mich zur Herausgabe der vorliegenden Arbeit entschlossen hätte. So aber möchte ich mich davon, als von einer Art von histologischem Testament frei machen. Leicht hätte ich ja dankbarere Themata finden können, als das hier bearbeitete, und wäre ich dem Rath wissenschaftlicher Freunde gefolgt, so hätte ich keine Zeit mehr an eine Aufgabe verwendet, deren Bearbeitung mir im besten Fall nur Enttäuschungen bringen konnte. Da mich indessen das Problem von dem gesetzmässigen Zusammenhang zwischen der Natur der sich entwickelnden Gewebe und den Bedingungen ihrer Entstehung seit Beginn meiner wissenschaftlichen Thätigkeit erfasst hat, so musste ich noch einmal den Versuch wagen, festzustellen, inwieweit es überhaupt zur Zeit Aussichten auf Lösung darbiete.

Wenn ich mich zurückzuerinnern suche, so ist mir das Problem der spezifischen Gewebsscheidung zuerst in den entwickelungsgeschichtlichen Vorlesungen entgegen getreten, die ich im Sommer 1851 bei Robert Remak gehört habe. Damals theilte uns Remak aus seinen noch unpublicirten Beobachtungen die grundlegende Thatsache mit von der doppelten Anlage der Drüsen aus einem der epithelialen Gränzblätter und aus dem gefässführenden mittleren Keimblatt. Eine Arbeit über die Bildung des Eierstockes hat mich dann 1865 zum ersten Male selbstthätig in das Gebiet der Entwickelungsgeschichte hineingeführt und mir, in eigener Anschauung, den Gegensatz im Verhalten epithelialer und gefässführender Theile vor Augen gestellt. Noch im gleichen Jahr 1865 habe ich in einer Gelegenheitsschrift, dem Baslerprogramm „über die Häute und Höhlen des Körpers“ die in Remak's Darstellung zurückgebliebenen Widersprüche zu heben gesucht, die sich einer einheitlichen Ableitung der Gefässe aus dem mittleren Keimblatte entgegenzustellen schienen. Ich habe dort gezeigt, dass die Blut-

gefässe des dem Ectoderm entstammenden Gehirns und Rückenmarkes vom mittleren Keimblatt her in diese Organe hereinwachsen und bin gleichzeitig mit V. HENSEN für eine Ableitung der Ganglien und Nerven aus dem oberen Keimblatt eingetreten. Meine Stellung zu den gegebenen histogenetischen Aufgaben habe ich am Schlusse jenes Programms also formulirt: „Vor unseren Augen sehen wir die Gewebe sich aufbauen und zwar Alle aus demselben elementaren Baustein der Zelle. Die Zelle aber obwohl mit reichen inneren Kräften ausgestattet, entwickelt sich nur in innigster Abhängigkeit von äusseren Lebensbedingungen, und auf vorübergehende äussere Einwirkung reagirt sie alsbald, sei es durch Abänderung ihrer Vegetation, sei es durch anderweitige Abänderungen ihrer Lebenserscheinungen. Im Allgemeinen zeigt sich, dass ein auf die Zelle wirkender Reiz diese zum Wachsthum und zur Vermehrung bestimmt.... Wenn nun dieselbe Zelle einmal zur Muskelfaser, ein anderes Mal zum Blutkörper, ein drittes Mal zum Gefässbestandtheil wird, wenn sie ferner einmal Glutin, ein anderes Mal Chondrin, ein drittes Mal elastische Substanz ausscheidet, so liegt darin die Aufforderung zu untersuchen, warum denn eigentlich hier das eine, dort das andere Gewebe entsteht, und es erwächst für die Physiologie geradezu die Aufgabe, einerseits die Gesetze der Abhängigkeit des Zellenlebens von den äusseren Lebensbedingungen genau zu präcisiren, andererseits aber jenes System gegenseitig sich auslösender Reize zu ermitteln, das beim Aufbau der einzelnen Gewebe, sowie bei dem des Körpers überhaupt in Kraft tritt. Diese Aufgabe die durch die Beobachtung vom getrennten Verhalten der drei Keimblätter noch bedeutend complicirt wird, ist zwar sehr schwierig, aber unangreifbar ist sie sicherlich nicht. Es wird dabei die Forschung von den constanten Begleiterscheinungen auszugehen haben, mit denen das Auftreten jedes einzelnen Gewebsbestandtheiles sich verknüpft. Diese Erscheinungen werden einerseits durch die pathologisch-anatomische und experimentelle, andererseits durch die embryologische Beobachtung zugänglich, und besonders die auf letzterem Boden erhältlichen Resultate lassen einer durchgreifenden Induction noch einen weiten Spielraum offen."

In diesen Sätzen ist die histologische Sonderung der Zellen, einestheils zu den auf sie wirkenden Reizen in Beziehung gesetzt worden, anderentheils zu ihren äusseren Lebensbedingungen. Für

beides konnte ich mich damals an gemachte Erfahrungen anlehnen. Die Bedeutung von Reizen hatte ich bei einer experimentellen Arbeit über die Hornhautentzündung (1856) kennen gelernt, die Rolle äusserer Einflüsse bei der Verfolgung der Bindegewebsentwickelung. Hier hatte ich (1865) die Abhängigkeit des sich bildenden Gefüges von den auf die Gewebsanlage wirkenden Druck- und Zugwirkungen klar zu stellen vermocht.

Fortgesetzte Studien über Hühnchenentwickelung haben mich weiterhin zur Aufstellung der vielgeschmähten Parablastlehre geführt. In ihr glaubte ich für den histologischen Gegensatz zwischen den Bindesubstanzen und dem Blut einerseits und den spezifischen Geweben andererseits ein durchgreifendes entwickelungsgeschichtliches Motiv aufgefunden zu haben. Meine damalige Lehre basirte auf einem breiten Untergrund von neuen Beobachtungen, die sich nur schwer einer einheitlichen Deutung hatten fügen wollen. Einestheils hatte ich die peripherische Entstehung der ersten Gefässanlagen und deren Hereinwachsen in den Embryo entdeckt, anderntheils war ich auf die merkwürdigen Beziehungen gekommen, die sich im Bereich der Area opaca zwischen den Hypoblastzellen des Keimes und dem weissen Dotter entwickeln. Es hatte sich u. A. herausgestellt, dass das durch Dotteraufnahme in die Keimzellen entstehende Gewebe des Keimwalles zum Ausgangspunkt der Blut- und Gefässbildung wird, indem sich von seiner Oberfläche eine zwischen den übrigen Blastodermschichten selbständig sich ausbreitende Gewebsschicht, das sogenannte Gefässblatt ablöst. Des ferneren hatte ich, was in der Folge wenig geschehen ist, meine Untersuchungen auch auf frisches Keimwallgewebe ausgedehnt und war dabei auf Bilder gestossen, die mir ein Hervorgehen von Zellen aus weissen Dotterkugeln zu beweisen schienen. Nachdem wir aber im Verlauf der 70er Jahre durch die Arbeiten von Flemming, Strassburger u. A. über die Organisation ächter Zellenkerne und über die Vorgänge bei deren Vermehrung endgültig belehrt worden sind, bin auch ich zur Einsicht gekommen, dass die Zellennatur der weissen Dotterkugeln unhaltbar sei. Die örtliche Trennung der Blut- und Gefässanlagen vom Embryo und deren secundäres Hineinwachsen in den letzteren blieben mir unanfechtbar, und so auch ihre Beziehungen zum Keimwall. Das war der Standpunkt, den ich in meinem 1881 erschienenen Aufsatz über den Bindesubstanzkeim festgehalten habe. Die Zerlegung

des REMAK'schen Mesoderms in zwei verschiedene Bildungen war zu jener Zeit auch von den Gebrüdern HERTWIG gelehrt worden. Bindesubstanzen und Gefässe hielt ich, wie dies auch heute noch vielfach geschieht, für durchaus zusammengehörige Anlagen.

Seitdem sind wieder beinahe 2 Jahrzehnte verflossen, und die entwickelungsgeschichtliche Litteratur ist mittlerweile in's Ungemessene angewachsen. Das Urtheil über die Herkunft der Gefässe und des Bindegewebes ist aber noch weit davon entfernt, übereinstimmend zu lauten. Die peripherische Entstehung der ersten Blutanlagen und das Hereinwachsen der Gefässe in den Embryo sind zwar von bedeutenden Forschern und bei verschiedenen Wirbelthierklassen wieder gefunden worden. Noch haben wir aber Angaben, wie die von H. E. ZIEGLER, welcher bei Knochenfischen die Blutanlagen in den Körper verlegt und die von RÜCKERT, welcher accessorische Gefässkeime in der Splanchnopleura und im Endoderm auftreten lässt. Andererseits wird die Rolle des Zwischenorgans zwischen Keim und Dotter, des Keimwalles oder Lecithoblasten noch jetzt von verschiedenen Forschern sehr verschieden beurtheilt, und auch HANS VIRCHOW's mühsame Arbeiten über das Dotterorgan der Wirbelthiere haben die gewünschte Klarheit nicht gebracht. Vollends aber bedürfen wir einer entscheidenden Begriffssonderung, seitdem RABL, den bisherigen Bann brechend, die Zusammengehörigkeit der Gefäss- und der Bindesubstanzanlagen scharf in Abrede gestellt hat.

Ueber diese verschiedenen Fragen zunächst persönliche Klarheit zu gewinnen, war das Ziel vorliegender Arbeit. Opfer an Zeit und an älteren, lieb gewordenen Vorstellungen habe ich nicht gescheut. Hoffentlich trägt der Aufsatz zur Klärung bei. Die im Jahr 1865 gestellten Aufgaben lassen sich allerdings auch im Jahr 1900 nur sehr bruchstückweise lösen.

Ueber den Dotter der meroblastischen Eier und dessen Umbildung.

Die älteren Embryologen haben die sämmtlichen Bestandtheile der Eierstockseier als Dotter bezeichnet und nach REICHERT's Vorgang das Material des Keimes als „Bildungsdotter" vom „Nahrungsdotter", oder, wie ich selber mich ausdrückte, als „Hauptdotter" vom Nebendotter unterschieden. In seiner grossen Abhandlung

über das thierische Ei hat dann van Beneden (1868) den Begriff des „Deutoplasmas" eingeführt, das er als accessorischen, der Nahrung dienenden Eibestandtheil dem lebenden und entwickelungsfähigen Protoplasma gegenüber gestellt hat.[1]) Seitdem hat man sich wohl stillschweigend dahin geeinigt das Wort „Dotter" nur noch im Sinn von van Beneden's Deutoplasma zu gebrauchen und die Bezeichnung eines Bildungsdotters ganz fallen zu lassen. Es hat dies gegenüber den früheren Begriffsbestimmungen den Vorzug, dass auch die vom Protoplasma aufgenommenen, aber noch unverdaut gebliebenen Dotterbestandtheile, die Dotterplättchen, Dotterkörner u. s. w. in ihre richtige Stellung gebracht werden können. Ich werde also auch meinerseits unter „Dotter" oder Deutoplasma den unverdauten Einhalt verstehen, gleichgültig ob er in Form von kleinen Körnern dem Keimprotoplasma eingelagert, oder ob er in einer oder der andern Form zu grösseren Vorräthen aufgespeichert ist.

Die Formen, in denen der Dotter bei den verschiedenen Abtheilungen des Thierreiches auftritt, wechseln bekanntlich nicht unerheblich. Bei den Vögeln treffen wir zartwandige leicht zerstörbare Blasen, die weissen und die gelben Dotterkugeln. Erstere enthalten in einer durch Wasserzusatz sich trübenden Flüssigkeit stark lichtbrechende, nach Zahl und Grösse wechselnde Inhaltskörper, letztere eine Unzahl ausnehmend feiner Körner. Das Reptilienei umschliesst gleichfalls Blasen mit Inhaltskörpern, ähnlich den weissen Dotterkugeln der Vögel, aber von etwas schwächerer Lichtbrechung. Im Amphibienei treten die so viel besprochenen krystalloiden Dotterplättchen auf. Solche Plättchen bilden auch einen Hauptbestandtheil des Selachiereies, und wir begegnen ihnen auf früheren Entwickelungsphasen in gewissen Knochenfischeiern (Cyprinoiden), wogegen der Hauptinhalt des reifen Knochenfischeies aus einer klaren, sehr concentrirten Flüssigkeit besteht. Dieser flüssige Dotter wird von einer dünnen protoplasmatischen Rindenschicht umfasst, in der gefärbte Fetttropfen und blasse, von mir früher als Kerne gedeutete Kugeln eingesprengt sind. Durch die, allerdings nur fragmentarisch publicirten Forschungen

1) E. van Beneden 1868. Recherches sur la composition et la signification de l'œuf Mém. cour. de l'Acad. de Belgique VI. XXXIV, S. 221. „le deutoplasma comprend outre le vitellus de nutrition de Reichert les éléments nutritifs en suspension dans le protoplasma de la cicatricule."

von F. MIESCHER[1]) wissen wir, dass die verschiedenen Dotterformen in ihrem chemischen Verhalten eine bemerkenswerthe Uebereinstimmung zeigen. Die isolirten Dotterplättchen von Amphibien (Bombinator) sind in Kochsalzlösung löslich. Wird die Lösung mit Wasser vermengt, so fällt ein Stoff aus, der als Vitellin bezeichnet wird. Das Vitellin giebt Eiweisreactionen, es giebt an heissen Alkohol Lecithin ab, und durch Pepsinverdauung ist daraus ein nucleinähnlicher, phosphorreicher Körper zu gewinnen. Dieselben Eigenschaften, wie sie die Salzlösung von Dotterplättchen darbietet, kommen auch der klaren Dotterflüssigkeit des Lachseies zu, diese ist einer Salzlösung von Dotterplättchen gleich zu setzen. Ebenso lassen sich Eiweiskörper, Lecithin und nucleinartige Substanzen aus dem Dotter des Hühnereies darstellen. Diese Substanz und ein Theil des Fettes sind im Vitellin der verschiedenen Wirbelthiereier miteinander chemisch verbunden. Sie sind es, die nebst den unorganischen Salzen das Material für das Wachsthum der sich entwickelnden Zellen von Keim und Embryo liefern. Es finden dabei eine Zerlegung des Vitellins, sowie anderweitige chemische Umsetzungen statt, und die vital active Substanz, die diese Vorgänge bewirkt, ist das Protoplasma des Eies. Ihm kommt zur Zeit der Eibildung das Vermögen zu, die dem Blut entstammenden Vorstufen der Dottersubstanz in sich aufzunehmen, sie zu condensiren, sie im Verlauf der Embryonalentwickelung wieder zu

1) FR. MIESCHER, Histochemische und physiologische Arbeiten Leipzig 1897. Bd. II. S. 108 u. S. 304. Das „Eiernuclein", von dem im obigen Text die Rede ist, darf mit dem Nuclein aus Zellenkernen nicht identificirt werden. Es hat die Bedeutung einer gepaarten Albuminphosphorsäure. Nach MIESCHER's Auffassung enthält der Dotter den phosphorhaltigen Hauptbestandtheil der Zellenkerne nicht vorgebildet. Dieser entsteht erst im Laufe der weiteren Entwickelung aus der Albuminphosphorsäure oder aus dem Lecithin. — Von Interesse sind auch für uns Histologen die von MIESCHER festgestellten Löslichkeitsverhältnisse des Vitellins und seiner Constituenten. Vitellin ist in Kochsalzlösung löslich, Lecithin unlöslich; Vitellin in verdünnter Salzsäure löslich, Eiernuclein unlöslich. Fett findet sich im Dotter in grossen Mengen gelöst, obwohl es in verdünnter Salzlösung unlöslich ist. Die Anwesenheit des Lecithins im Vitellin scheint die Bedingung für die Bindung des Fettes zu sein. Wie MIESCHER gefunden hat, so enthält beim Lachs zur Zeit des Eierstockswachsthums das Blutserum erhebliche Mengen von Lecithin und von Fett, die an Eiweis gebunden und dadurch in Lösung erhalten sind, daneben enthält das Blutserum auch unverhältnissmässig grosse Mengen von Globulin. Globulin, Lecithin und Fett sind somit die vom Blut an den Eierstock abgegebenen und von diesem als Dotter verkuppelten und aufgespeicherten Materialien.

zerspalten und sie als assimilationsfähiges Nahrungsmaterial zu verwerthen.

Bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse ist zuzugestehen, dass den körperlichen Dotterbestandtheilen eine morphologische Bedeutung im Sinn der Histologie nicht zukommt. Ihre Stellung ist am ehesten vergleichbar derjenigen der pflanzlichen Aleuronkörner oder der Stärkekörner, die ja auch einen mehr oder minder characteristischen Bau besitzen, obwohl sie nicht als lebende Substanz, sondern als histologisch unorganisirtes Reservematerial der Zellen zu betrachten sind. Gleichwohl dürfen die Formen der körperlichen Dotterbestandtheile nicht vernachlässigt werden. Schon der Umstand, dass sie unter Umständen zu Verwechselungen mit lebenden Zellengebilden Anlass geben können, fordert zu deren genauerem Studium auf. Dazu kommt, dass die im Dotter ablaufenden Umsetzungen vor- und rückschreitender Art auch im Verhalten der körperlichen Bestandtheile ihren bestimmten Ausdruck finden. Besonders auffallend sind die so weit verbreiteten Ineinanderschachtelungen von Körpern ungleicher Consistenz und Lichtbrechung, die Umlagerung von stark lichtbrechenden Festgebilden durch eine schwach lichtbrechende Hülle, die entweder aus einer mit Flüssigkeit gefüllten Blase, oder aus einem weichen gallertartigen Substanzmantel besteht. Das Prototyp solcher Bildungen sind die weissen Dotterkugeln des Hühnereies. Aehnliche Bildungen finden sich nicht nur im Reptilienei sondern auch im Ei der Selachier und auf frühern Entwicklungsstufen in dem der Knochenfische.

Bei vergleichenden Beschreibungen des Dotters besteht das Bedürfniss nach kurzen Ausdrücken für die sich entsprechenden Formgebilde des Dotters. Bei Fisch- und Amphibieneiern sind die Bezeichnungen Dotterplättchen und Dotterkörner für die stark lichtbrechenden compacten Einlagerungen allgemein gebräuchlich und nicht misszuverstehen. Beim Vogelei pflegt man von weissen und von gelben Dotterkugeln zu sprechen und in den ersteren kommen bekanntlich kuglig gestaltete stark lichtbrechende Inhaltskörper vor. Diese Innenkörper sind zwar mit den Dotterplättchen der Fisch- und der Amphibieneier chemisch nicht als identisch, aber doch jedenfalls als verwandt zu bezeichnen, und es ist daher am angemessensten, wenn man das Wort Dotterkugel auf sie beschränkt und für die in so weiter

Verbreitung vorkommenden Hüllengebilde, für die sog. weissen Dotterkugeln des Vogeleies, für die ähnliche Bildungen des Reptilieneies und für die im Knochenfischei und im Selachierei, sei es während der Ovarialperiode, sei es später auftretenden hellen Kugeln einen besonderen Namen sucht.[1]) Ich möchte hierfür den Namen „Dottercytoid" vorschlagen, in Erinnerung daran, dass solche Gebilde von älteren Forschern (SCHWANN, REICHERT, COSTE) und von mir selber einmal für Zellen gehalten worden sind.[2]) Dem in's Morphologische hinüber spielenden Namen lässt sich vielleicht später ein sachgemässer chemischer substituiren. Im weiteren Sinne möchte ich alle im Eidotter auftretenden blassen Kugeln Dottercytoide nennen, mögen sie körperliche Einschlüsse haben, oder nicht. Leeren Cytoiden begegnen wir im Laufe der

---

1) Das Bedürfniss besonderer Namen für die als Dottercytoide bezeichneten Gebilde fällt für diejenigen Beobachter weg, die sich der Mühe entzogen haben, frisches Material eingehender und unter den nöthigen Vorsichtsmaassregeln zu studiren. In zahlreichen Arbeiten wird der Dotter des Vogel- und des Reptilieneies nur als körnige Masse vorgeführt, weil zu dessen Untersuchung nur Schnittpräparate von fixirtem Material gedient haben. Ich habe schon vor längerer Zeit (1875 der Keimwall des Hühnereies HIS u. BRAUNE Zeitschrift für An. u. Entwg. Bd. I S. 281) diesen methodischen Mangel gerügt und gezeigt, wie wichtige, aber allerdings auch schwer deutbare Beobachtungen an frischem Material zu machen sind. Die Kunst frischen Dotter, oder frisches Keimwallmaterial zu untersuchen, haben die älteren Beobachter mit ihrer einfachen Technik schon seit VON BAER geübt. Fast scheint es aber, als sei über unserer complicirten Technik diese Kunst verloren gegangen. So beschränkt sich HANS VIRCHOW in seiner sonst so ausführlichen Arbeit über den Dottersack des Hühnchens (1891. S. 239) auf die kurze Bemerkung: „Wenn wir Dotter ohne jeden Zusatz unter das Deckglas bringen, so erhalten wir durch den Druck des Deckglases einen Brei, an dem wir gar nichts über die morphologischen Verhältnisse lernen können." Der Satz ist wahr, aber es giebt bekanntlich auch Mittel, den Druck des Deckglases zu vermeiden.

2) Uebrigens treten auch neuere Autoren wieder für die zellenbildende Natur der weissen und sogar der gelben Dottercytoide ein. Es sind dies LAVDOWSKY und TISCHUTKIN 1899 Biolog. Centralblatt XIX 411 „Von den Beziehungen der Dotterelemente zu den Keimblattzellen". Die genannten Autoren bezeichnen die Elemente des weissen Dotters als „Dottercyten", ihre Inhaltskörper als „Dotterkugeln", die gelben Dotterbestandtheile als „Dottersegmente". Die Zellen der Keimhaut sollen aus den „Dottercyten", diese aus „Dottersegmenten" hervorgehen. Die Dottercyten sind noch keine richtigen Zellen. Ein Hauptgewicht wird auf den Nucleingehalt der Dottercyten gelegt. „Der Satz cellula e cellula hat in den frühesten Stadien keine morphologische sondern eine rein chemische Urquelle." In der grossen Mehrzahl der Dottercyten finden sich „während der Bebrütung massenhaft" Anfänge von Karyomitose. Für das Detail verweise ich auf das Original, sowie auf den im Druck befindlichen ausführlichen Aufsatz.

Entwickelung bei Vögeln, Reptilien und Fischen sehr häufig. Im Ovarium treten sie sogar ausserhalb des Eies zwischen den Zellen der M. granulosa auf. Liegen sie inmitten trüber Dottermassen, so bieten sie den Anschein heller Vacuolen. Bevor eingehende histochemische oder doch mikrochemische Untersuchungen vorliegen, ist kaum zu sagen, inwieweit die verschiedenen, als Cytoide sich darstellenden Bildungen in Natur und Herkunft übereinstimmen. Im Allgemeinen kann man ja annehmen, dass sie aus gelöstem Vitellin bestehen, oder dass sie die Vorstufen zu solchen enthalten, dass sie somit zu den von ihnen umschlossenen Vitellinkörpern in genetischer Beziehung stehen, sei es in progressivem oder in regressivem Sinn.

Die im Innern von Dottercytoiden liegenden Kugeln oder Dotterplättchen zerfallen im Laufe der Entwickelung vielfach in kleinere Körner (Dotterkörner). Lösen sich dann weiterhin auch die Hüllen, so werden die Dotterkörner frei und können von den Zellen des Keimes aufgenommen werden. Ein mit Dotterkörnern erfülltes Cytoid und eine dotterkörnerreiche Keimzelle können sich sehr ähnlich sehen. An frischem Material sind Unterschiede des Glanzes bez. der Lichtbrechung als Unterscheidungsmerkmale zu brauchen.[1]) An Schnittpräparaten ist auf das Vorhandensein oder Fehlen eines Kernes zu achten, ein Auskunftsmittel, das allerdings bei sehr körnerreichen Kugeln versagen kann. Uebrigens nehmen die Keimzellen in früheren Entwickelungsstufen nicht nur Zerfallsproducte sondern auch unverletzte Dottercytoide auf. Auf der Aufnahme solcher unverletzter Cytoide beruhen gewisse von den Eigenthümlichkeiten des Keimwalles von Vogeleiern.

Auch bei Selachierkeimen findet man Cytoide von einzelnen Zellen, noch häufiger aber von Zellengruppen eingefasst. Ich verweise auf die umstehenden Figuren 1 *a*—*c*, in denen verschiedene Umschliessungsformen dargestellt sind. Von den umschlossenen Cytoiden enthalten einige Anhäufungen von kleineren Dotterkörnern, andere dagegen (Fig. 1 *c*) Dotterplättchen, die in scheibenförmigem Zerfall begriffen sind.

In Betreff der Dottercytoide des Vogeleies verweise ich auf

1) M. vergl. His 1868. Hühnchenentw. S. 5 und F. Miescher's Arbeiten 1898 Bd. II S. 24ff.

die Beschreibungen von älteren Autoren und von mir selber.[1]) Einige von den Eigenschaften der weissen Dotterkugeln bedürfen indessen einer nochmaligen Hervorhebung. Bekanntlich stellen sich diese in frischem Zustande als zartwandige Blasen dar mit dünnflüssigem Inhalt. Ihre Innenkörper dagegen, soweit es sich nicht um kleinere Körner handelt, sind solid, von strahligem Bruch und sie enthalten kleine Innengebilde oder Vacuolen, die

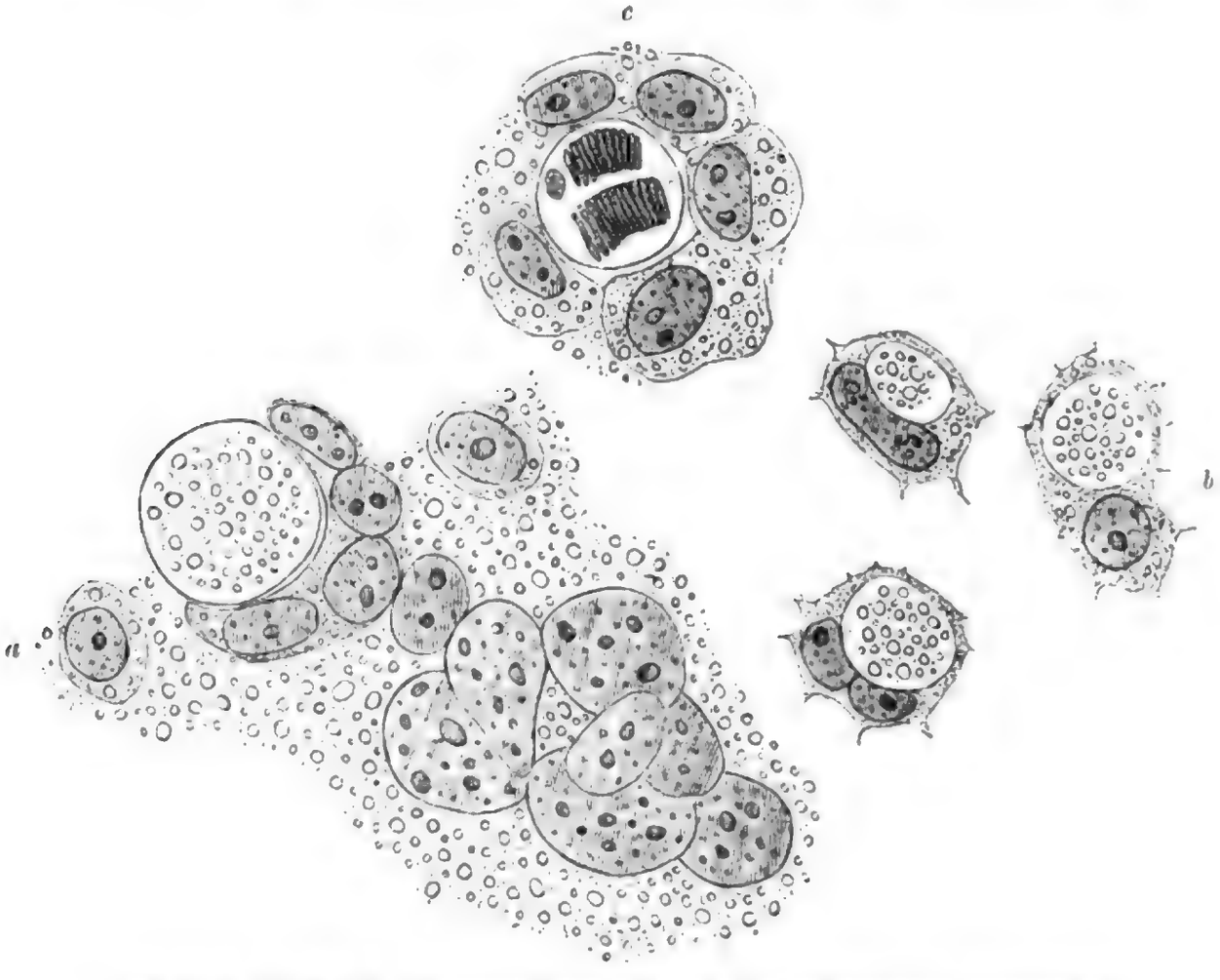


Fig. 1 *a*—*c*. Torpedo ocell. Flachschnitte durch den Periblast mit eingeschlossenen Dottercytoiden Fig. 1 *c* ein Cytoid mit zerfallenden Plättchen (Immersion). Vergr. ca. 1000fach.

ich s. Z. für Kernkörperchen gehalten hatte. Salzsäure (1 per mille) löst die Hüllen, während die Inhaltskörper erblassen und

1) Für mikroscopische Versuche über das Verhalten des Dotters zu Reagentien erweisen sich die FOL'schen feuchten Kammern als besonders zweckmässig, da sie erlauben, das Deckglas in beliebigen Abständen vom Objectträger festzustellen. Man bringt die zu untersuchende Dottersubstanz an die untere Fläche des Deckglases, das Reagens auf den Objectträger und untersucht zunächst die erstere allein, dann kann man, je nach Bedarf, die Berührung der beiden Flüssigkeiten mehr oder minder ausgiebig eintreten lassen.

stark aufquellen. Ueber die Einwirkung von Chromsäure und von chromsauren Salzen habe ich in meinen älteren Arbeiten berichtet. Die Mehrzahl der Cytoide zerfällt und ihr flüssiger Inhalt wird zu einem körnigen Gerinsel.

Die gelben Dotterkugeln sind gegen Reagenzeinwirkung durchweg viel empfindlicher als die weissen. Durch Wasser zerfallen sie in dichte Körnermassen; schwache Kochsalzlösungen unter 1% trüben gleichfalls noch und zerstören die gelben Kugeln, stärkere Lösungen hellen zwar auf, die Kugeln lösen sich aber zugleich mit ihrem körnigen Inhalt. Mittelst stärkerer Kochsalzlösungen ist man im Stande, den weissen vom gelben Dotter reinlich zu trennen. Rührt man nämlich Eidotter mit einer 5% Kochsalzlösung an, so zerfallen die gelben Dotterkugeln und ihr Inhalt löst sich zu einer gelben opalisirenden Flüssigkeit. Die weissen Cytoide schrumpfen zusammen und senken sich zu Boden. Durch wiederholtes Auswaschen mit Kochsalzlösung lässt sich der Bodensatz reinigen. Er besteht aus stark lichtbrechenden, glasig aussehenden Körpern von eckig geschrumpften Formen. Sie zeigen keine Differenzirung von Hülle und Innenkörper. Bei Zusatz von Wasser quellen sie wieder kuglig auf, erscheinen nun bis zum Rande körnig und manche derselben platzen und entleeren ihren körnigen Inhalt. Lässt man die Quellung der geschrumpften Körper anstatt in Wasser, in verdünnter Kochsalzlösung (0,75%) vor sich gehen, so bleiben zwar noch manche der Kugeln körnig, andere dagegen nehmen wieder die durchsichtige Beschaffenheit unveränderter weisser Cytoide an.

Ueber die bis dahin wenig beachteten Cytoide[1]) des Selachiereies lasse ich einige ältere aus den Jahren 1876 und 1886 stammende Aufzeichnungen folgen:

I. April 1876. Der Eierstock von Mustelus enthält reifende Follikel von etwa 12 mm Durchmessern von gelber Färbung, daneben zahlreiche kleinere blasse Eianlagen. Die reifenden Follikel

1) Fr. Leydig giebt in seinen Beiträgen zur mikr. Anatomie u. Entwickelungsgesch. der Rochen u. Haie (Leipzig 1852 S. 94) an, dass die Dotterplättchen (Stearintafeln, wie er sie nennt) von einer zähflüssigen hellen eiweissartigen Substanz umgeben sind, „so dass sie sich wie Zellen ausnehmen". Er hält diese Bildungen zwar nicht für Zellen, meint aber, man dürfe sie Furchungskugeln nennen. Auch Rückert bespricht in seinem grossen Werke (S. 585 ff.) die Hüllen der Dotterplättchen, deutet sie aber in sehr abweichender Art als untere, minder stark lichtbrechende Abschnitte von Dotterplättchen.

sind von hyalinen Kugeln erfüllt, deren jede ein oder mehrere eckige Dotterplättchen enthält. Letztere haben einen Stich in's Gelbliche, sehen homogen aus, ohne Andeutung von Schichtung oder Zerklüftung. Bei Zusatz von destillirtem Wasser quellen die hyalinen Hüllensubstanzen auf, zum Theil fliessen benachbarte Kugeln zusammen und breiten sich in myelinähnlichen Formen aus. Es ist dies ein Verhalten, das von demjenigen weisser Dotterkugeln des Vogeleies völlig verschieden ist.

II. März 1876. Pristiurusei mit sehr kleinem Embryo. Die Dotterplättchen liegen einzeln oder mehrere zugleich in kugligen Hüllen einer durchsichtigen Substanz. Die Plättchen sind, wie immer, stark lichtbrechend, nur ausnahmsweise mit Andeutung von Schichtung. Zusatz von sehr verdünnter, eben sauer schmeckender Salzsäure: Die Substanz der Hüllen zerfliesst nach Art eines zähen Tropfens und löst sich schliesslich auf. Weiterhin löst sich auch die Substanz der Plättchen, von den Rändern her beginnend, auf. Der stark lichtbrechende Körper wird rasch kleiner und er zeigt sich nunmehr von einer durchsichtigen Hülle umgeben. Nach vollendeter Lösung des stark lichtbrechenden Innenkörpers bleibt die umgebende Hülle als selbstständige, gelegentlich faltig werdende Blase zurück, die nach und nach an Umfang zuzunehmen pflegt, ohne dabei ihre frühere eckige Form aufzugeben. Die Dotterplättchen sind sonach von einer doppelten Hülle umgeben, einer inneren knapp umschliessenden, die nach Auflösung der Plättchensubstanz als Blase zurückbleibt und einer äusseren von einer hyalinen Substanz gebildeten. Die äussere Hülle löst sich gleich den Dotterplättchen in verdünnter Salzsäure, erstere dagegen widersteht dieser.

Zusatz von Meerwasser zu frischen Dotterkugeln löst die äusseren Hüllen gleichfalls auf. Zuerst fliesst die Substanz in längeren Fäden auseinander. Die Dotterplättchen erblassen und lassen nunmehr eine Schichtung erkennen. Schliesslich wandeln sie sich zu blassen quergestreiften Körpern um, und auch bei dieser Behandlung lässt sich eine innere in Falten sich legende Hülle der Dotterplättchen erkennen.

Zusatz von destillirtem Wasser zerstört die äusseren Hüllen der Plättchen und trübt die letzteren.

III. März 1886. Scyllium catulus, blasser Embryo mit sichtbaren Kiemenspalten (Länge des Embryo 17 mm). Im Bereiche

des Gefässhofes sind röthliche Flecken vorhanden. Ausgeschnitten und ohne Zusatz untersucht, zeigen diese Stellen zahlreiche innere Hüllen mit zerfallenden Dotterplättchen. Letztere haben röthliche Färbung. Auch leere Hüllen und solche mit nur wenigen blassen Inhaltskörnern finden sich vor (Fig. 2 *A*). Ordnet man diese Gebilde nach der wahrscheinlichen Reihenfolge ihrer Entstehung, so beginnt der Prozess mit einem scheibenförmigen Zerfall der Dotterplättchen. Die Scheiben lösen sich in kleinen Fragmenten auf, diese schmelzen allmählig ein, Anfangs noch blasse Körner, zuletzt nur noch die Hüllen zurücklassend, und bei ihrem Zerfall in

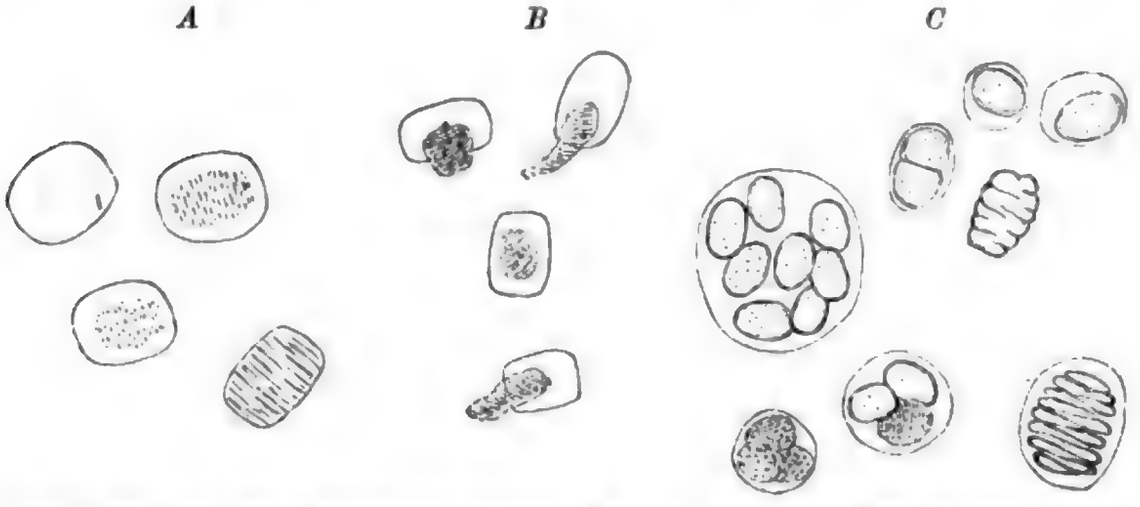


Fig. 2 *A*. Aus dem Gefässhof eines Scylliumembryos von 17 mm. Innenhüllen von Dotterplättchen theils leer, theils mit Körnerreihen. Verschiedene Lösungsstadien. *B*. Aus dem Gefässhof eines Pristiurusembryos von $10\frac{1}{2}$ mm L. unter Zusatz von 1% Kochsalzlösung. Die körnigen in den Plättchenhüllen enthaltenen Massen zeigten eine röthliche Färbung. *C*. Aus dem Dottersack von Scyllium catulus. Hüllen mit ein- und mehrfachen Dotterplättchen. Ein Theil der Plättchen zeigt scheibenförmigen Zerfall, andere sind feinkörnig geworden und röthlich gefärbt. Die Figur rechts unten ist mit S IX, die übrigen sind mit S VII Hartnack gezeichnet.

Scheiben und Körner nimmt die Plättchensubstanz eine gelbröthliche Färbung an.

IV. März 1886. Dotterelemente aus dem Gefässhof eines Pristiuruseies, dessen Embryo 10 mm lang war. Im Innern von Plättchenhüllen finden sich röthlichgelb gefärbte körnige Massen, die zu rundlichen, von der Wand abstehenden Haufen zusammengeballt sind. Auch finde ich solche Körnerhaufen im Austritt aus den inneren Plättchenhüllen begriffen (Fig. 2 *B*).

V. März 1876. Scyllium catulus, grösserer Embryo mit ringsherum geschlossenem Dottersack. Letzterer enthält eine schmutziggelbliche Flüssigkeit, als deren Hauptbestandtheil grosse hyaline Kugeln erscheinen mit einzelnen oder mit je mehreren Dotterplättchen. Letztere zeigen sich vielfach von kleinen Körnern

(oder Vacuolen) durchsetzt. Bei einem Theil der Plättchen ist Zerklüftung eingetreten. — In der Wand des Dottersackes finden sich helle Kugeln, in denen neben Dotterplättchen körnige Klumpen von röthlicher Färbung eingeschlossen sind. Auch das Hervorgehen der röthlichen Körnermassen aus zerfallender Plättchensubstanz und das Vorhandensein besonderer Plättchenhüllen sind an dem Präparate festzustellen (Fig. 2 C).

Meine Aufzeichnungen aus jener Zeit erwähnen auch das Auftreten rundlicher Vacuolen im Innern von Dotterplättchen. Im Uebrigen ergiebt sich aus obigen, wenn auch lückenhaften Notizen, folgendes:

1) Die Dotterplättchen liegen dem Eiinhalt nicht nackt eingelagert, sondern sie sind von einer doppelten Hülle umgeben, einer inneren dicht anliegenden, gegen Lösungsmittel resistenteren Haut und einem äusseren hyalinen Substanzmantel. Letzterer wird von destillirtem Wasser, von Salzlösungen und von verdünnter Salzsäure verflüssigt. Die Dotterplättchen lösen sich vollständig in verdünnter Salzsäure, etwas weniger rasch in Salzlösung (Meerwasser). Sie verhalten sich darin ähnlich, wie die dunkeln Dotterkugeln des Hühnereies, die beim Behandeln mit Salmiaklösung blasse, etwas granulirte Gerüste zurücklassen. Der äussere Substanzmantel der Dotterplättchen von Selachiern bietet im Verhalten zu seinem Inhalt eine gewisse Aehnlichkeit mit den weissen Dotterkugeln des Vogeleies. Indessen besteht ein nicht unerheblicher Unterschied darin, dass bei den letztern der Gegensatz zwischen einer zarten membranösen Hülle und einem dünnflüssigen Inhalt scharf hervortritt. Die im Rindenplasma des Lachseies vorkommenden, in Grösse und Form an Kerne erinnernden blassen Körper sind damit nicht zu vergleichen. Sie sind, wie MIESCHER angiebt, in Salzlösung unlöslich und man hat sie für eine Vorstufe des Vitellins für sog. Vitellogen zu halten.[1])

2) Der Zerfall der Dotterplättchen kann sich, gemäss den oben geschilderten Beobachtungen in verschiedener Weise einleiten. Wir beobachten einen Zerfall in Scheiben, einen Zerfall durch innere Vacuolenbildung und einen körnigen Zerfall. Dabei kann ein gelbröthlicher Farbstoff auftreten. Dasselbe ist für zerfallende Vitellinkugeln constatirt, und es liegt nahe, hierbei an Prozesse

1) F. MIESCHER l. c. S. 312.

zu denken, die mit der Bildung von Blutfarbstoff zu thun haben. BUNGE, der in den Dotterkörpern des Hühnereies Eisen nachgewiesen hat, bezeichnet deren eisenhaltige Substanz geradezu als „Hämatogen", ob mit Recht, erlaube ich mir nicht zu beurtheilen.[1])

Das Verhalten des Eiplasmas zum Dotter. Die Begriffe von Periblast, Lecithoblast, Dotterorgan u. s. w.

In den dotterarmen Eiern der Säugethiere geht nach Ablauf der Furchung der gesammte Eiinhalt in der Bildung von Keimzellen auf. Anfangs zeigen die Blastomeren gewisse Unterschiede der Grösse und des Deutoplasmagehaltes, indessen kommt es nicht zur Bildung besonderer Dotteransammlungen. In Eiern mit reichlicherem Dotter sind die Vorgänge complicirter: Entweder greift die Furchung trotz des Dotterreichthums durch den gesammten Eiinhalt durch, oder es vollzieht sich eine räumliche Scheidung zwischen dem Keimplasma und dem unorganisirten Dotter.

Die durchgreifende Furchung dotterreicher Eier kennen wir bei Amphibien, Ganoiden und Cyklostomen. Sie vollzieht sich in den verschiedenen Abschnitten der Eier ungleich rasch, in der oberen Hälfte rascher als in der unteren. Letztere, in der vom Anfang ab die Dotterplättchen reichlicher angehäuft sind, besteht noch aus grösseren Blastomeren, wenn die in der oberen Hälfte entstandenen kleinen Zellen sich bereits anschicken, Keimblätter zu bilden und in zunehmender Flächenausdehnung die untere Hälfte zu umwachsen. Die umwachsene Blastomerenmasse betheiligt sich nicht an der Keimblattbildung, sie erhält sich als ein mehr oder minder compacter, mit dem Hypoblast in Verbindung bleibender Klumpen, der zunächst eine Dotterreserve bildet. — Bei den genannten Eiformen ist übrigens von Anfang ab die Scheidung von Plasma und Dotter eine unvollkommene. Daher sind die Keimblatt- und die Organzellen noch während geraumer Zeit mit grösseren oder kleineren Dotterplättchen beladen.

Zu einer räumlichen Scheidung von Keimplasma und unorganisirtem Dotter kommt es bei den sog. meroblastischen Eiern der Knochenfische, Selachier, Reptilien und Vögel. Am rein-

1) BUNGE 1884. Ueber die Assimilation des Eisens. Zeitschrift für physiol. Chemie Bd. IX, 1.

lichsten vollzieht sie sich bei denen der Knochenfische, deren Blastomeren frühzeitig von körperlichen Dotterbestandtheilen frei erscheinen. Bei allen meroblastischen Eiern bildet sich an der Gränze des in Zellen gegliederten Keimes und des unorganisirten Dotters eine eigenartige Zwischenschicht, der Keimwall oder Periblast. Die Entstehungs- und Rückbildungsweise dieser Schicht wechselt in ihren Einzelheiten bei den verschiedenen Thiergruppen, das Wesentliche bleibt sich aber gleich. Stets bildet sich der Periblast dadurch, dass Bestandtheile des unorganisirten Dotters von Gebilden des plasmatischen Keimes umschlossen werden. Er gehört demnach als organisirte Substanz mit zum Keim, ist aber vom Blastoderm oder Blätterkeim zu unterscheiden.

Als Endergebniss einer umfassenden Discussion der Keimverhältnisse von Wirbelthieren und Wirbellosen sprechen P. u. F. SARASIN den Satz aus[1]): „Es muss in der Entwickelungsgeschichte der Thiere noch ein weiterer Keim unterschieden werden, welcher dem Blastoderm als Ganzes gleichwerthig ist, der Lecithoblast." Zu den einzelnen Ausführungen der genannten Forscher und speziell auch zu ihrer Makro- und Mikromerenlehre brauche ich hier nicht Stellung zu nehmen. Dem obigen allgemeinen Satz dagegen stimme ich bei, und ich bin der Ueberzeugung, dass durch die consequente Durchführung des Lecithoblastbegriffes manche der bestehenden Verwirrungen gelöst werden können. Zum Lecithoblast gehört, so wie ich die Sache auffasse, dasjenige organisirte, entweder in Zellen gegliederte oder syncytial angeordnete Keimmaterial, das mit Dotter beladen, am Aufbau der Keimblätter und der embryonalen Primitivorgane keinen unmittelbaren Antheil nimmt. Unter den Begriff des Lecithoblast fallen, ausser dem Periblast der Knochenfische und der Selachier, der Keimwall der Vögel- und der Reptilieneier, der zellige Inhalt des Dottersackes der letzteren und der sog. Dotterkern der Amphibieneier.[2]) Morphologisch genommen bildet der Lecithoblast einen Theil

1) P. u. F. SARASIN, Ergebnisse wissenschaftl. Forschungen auf Ceylon 1889. Bd. II Heft 3. S. 138. Hier muss auch auf die früheren SARASIN'schen Arbeiten (P. SARASIN 1882 Entw. der Bithynia tentaculata S. 64 und F. SARASIN 1883 Reifung und Furchung des Reptilieneies S. 52 ff.) hingewiesen werden.

2) Der vom Blätterkeim umwachsene Zellenklumpen des Amphibieneis hat bis jetzt keinen anerkannten Namen. C. VOGT 1842 (Entw. der Geburtshelferkröte S. 27) bezeichnet ihn als „Dotterkern", REMAK (Entw. d. Wirbelthiere 1855. S. 145) als „Drüsenkeim". Letzterer Beobachter sagt: Die Embryologen, welche

des Hypoblast, früher oder später kann er an das Blastoderm Bestandtheile abgeben, oder an der Bildung von Keimblättern Theil nehmen. So geht u. A. das Dottersackepithel aus ihm hervor. Gleichwohl ist es nicht zweckmässig, die Bezeichnungen Hypoblast und Lecithoblast zu vermengen, denn sie decken sich morphologisch nur theilweise, und überdies hat die letztere Bezeichnung einen physiologischen Sinn.

Die vom Plasma des Lecithoblasten umschlossenen Dotterplättchen, Dotterkugeln und Dotterkörner werden früher oder später verdaut und assimilirt, sie liefern das Material für die Vermehrung des Plasmas und der Kernsubstanzen. Besonders auffällig tritt im Lecithoblast bestimmter Eiformen, wie in dem der Knochenfisch- und der Selachiereier, die Anhäufung von Kernmaterial hervor. P. u. F. SARASIN haben daher Recht, wenn sie den Lecithoblast als ein Organ des Keimes bezeichnen. Sie characterisiren ihn weiterhin als „drüsenartiges Organ". Dies ist mit dem ausdrücklichen Vorbehalt zuzugeben, dass sich die Leistungen des Lecithoblast nicht auf Absonderung, sondern auf die Aufnahme und weitere Verarbeitung von Stoffen beziehen.

HANS VIRCHOW hat die Bezeichnung „Organ" von den SARASIN übernommen und das „Dotterorgan", worunter er den Dottersack und die verwandten Bildungen versteht, in verschiedenen Aufsätzen besprochen. H. VIRCHOW hat mehr als die meisten anderen Beobachter die späteren Stufen der Dottersackentwickelung bei Vögeln und Reptilien studirt, ja er verlangt geradezu, dass die Deutung der früheren Stufen von der Kenntniss der späteren abgeleitet werde. Für ihn ist das Dottersackepithel das Fundamen-

---

sich nicht entschliessen können, die Voraussetzung eines Gegensatzes von Keim und Dotter beim Batrachierei aufzugeben, pflegen jene weisse Zellenmasse als „centralen Dotter" oder als „Dotterkern" zu bezeichnen. Man sieht aber sowohl am Kopfe als am Schwanzende des Eis diesen Dotterkern sich verdünnen und ohne Unterbrechung in das durch eine einzige Zellenschicht gebildete innere Blatt der Rückenwand übergehen . . . . Wir können demnach nur sagen, dass diese erwähnte Zellenmasse in ihren ferneren Schicksalen dem Darmdrüsenblatt der höheren Wirbelthiere entspricht." Neuere Autoren sprechen von einer „Dotterzellenmasse" (GOETTE 1875 Entwgesch. d. Unke S. 123) oder kurzweg von einer „Dottermasse" (O. HERTWIG). Ziemlich einstimmig wird der vom RUSCONI'schen After umfasste Theil der betr. Masse als „Dotterpfropf" bezeichnet. Die Namenlosigkeit des „aus Makromeren entstehenden und zur Dotterdrüse sich ausbildenden" Gewebes hat P. u. F. SARASIN (l. c. 111) veranlasst den Namen „Lecithoblast" aufzustellen.

talgewebe, auf das die Entwickelung hinzielt, der organisirte Keimwall ist nur als geschichtetes Epithel zu verstehen, und auch der SARASIN'sche Lecithoblast scheint bei ihm keine Gnade zu finden.[1])

Die Bezeichnungen „Dotterorgan" und „Lecithoblast" decken sich nicht ohne Weiteres. H. VIRCHOW geht, wie oben erwähnt, bei seiner Namengebung und bei seinen Beschreibungen vom ausgebildeten Dottersack aus, während die SARASIN'sche Bezeichnung gerade an die frühen Entwickelungsstufen bis zur Furchung hinauf anknüpft. Mir scheint die Bezeichnung Dotterorgan zwar unverfänglich aber entbehrlich. Das Wort „Dotterentoblast", das H. VIRCHOW für die im Dotter zerstreut liegenden Zellen gebraucht, vermeide ich in diesem Sinne, da es nur zu Missverständnissen führen kann. Dagegen werde ich bei Besprechung des Selachierkeimes das Wort Dotterentoblast im Sinne von RÜCKERT brauchen. Die Bezeichnung „Lecithocyten" für die gesonderten Elemente des Lecithoblasten und den Ausdruck „Lecithoderm" bin ich nicht in die Lage gekommen, zu gebrauchen. RÜCKERT's Merocyten und Merocytenkerne haben vielfachen Anklang gefunden, und sie haben den Vorzug, dass Jeder weiss, was gemeint ist. Periblastkern und Merocytenkern sind synonyme Ausdrücke. Den Gebrauch des Wortes Parablast habe ich diesmal, gleich wie in einigen früheren Aufsätzen, deshalb unterlassen, weil ich eine sachliche Verständigung auch mit solchen Beobachtern anstrebe, die an dem Worte Aergerniss genommen haben.

Ueber den Sinn, in dem die einfache Bezeichnung „Dotter" zu brauchen ist, habe ich mich im vorigen Abschnitte geäussert. Hiernach ist unter Dotter oder Deutoplasma stets unorganisirtes Material zu verstehen, sei es, dass es ausserhalb des Keimes angehäuft oder in Plasmagebilden des letztern eingeschlossen ist. Eine gewisse sprachliche Schwierigkeit liegt ja darin, dass nach allgemeinem Herkommen das Wort „Dotter" als makroscopisch anatomische Bezeichnung gebraucht wird, dass wir z. B. kurzweg vom Dotter des Vogeleies sprechen und damit die gesammte vom Eiweiss umgebene Kugel meinen. Aus solchem Sprachgebrauch ist

1) H. VIRCHOW 1891. Der Dottersack des Huhnes in der Festschrift für RUD. VIRCHOW I S. 296. Eine genauere Definition der von ihm gebrauchten Ausdrücke giebt H. VIRCHOW in einem Aufsatz über „Das Dotterorgan der Wirbelthiere" vom Jahre 1892. (Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. LIII Suppl. S. 169.)

es zu verstehen, wenn H. Virchow von einem „Zerfall des Dotters in Zellen“ spricht, eine Ausdrucksform, die ich von meinem Standpunkt aus für verwirrend ansehe. An meroblastischen, in Entwickelung begriffenen Eiern sind auseinanderzuhalten:

die organisirte Substanz, der Keim, bestehend aus:
dem Blastoderm und
dem Lecithoblast,
das unorganisirte Material: der Dotter.

Bestandtheile des letzteren können von früh ab vom Plasma des Keimes aufgenommen werden, entweder schon von den ersten Blastomeren in Form kleinerer Körner, oder in grösseren Mengen vom Lecithoblast. Die Entwickelung des Lecithoblasten, auf deren Einzelnheiten wir später zurückkommen müssen, kann sich auf verschiedene Weisen einleiten und auch zeitlich verschieden ablaufen. Bei den Selachiern entsteht der Periblast nach meiner Auffassung durch Verschmelzung von zuvor getrennten, mit Dotter sich vollmästenden Zellen. Bei Salmoniden finde ich, gleich Henneguy, dass er sich als Rest eines Syncytiums erhält, das während früher Furchungsstufen die gesammte Keimbasis eingenommen hat, und von dem sich successive Keimzellen abgelöst haben. Für andere Fischformen lauten die Angaben der Beobachter so, dass man an eine Periblastbildung ähnlich der der Selachier denken darf.[1]) Wieder andere Verhältnisse finden sich bei Vögeln und Reptilien, bei denen die Lecithoblastbildung verhältnissmässig spät vor sich geht. Bei den Reptilien schliesst die Lecithoblastbildung nicht mit der eines einfachen Keimwalles ab, denn allmählig wird der gesammte im Dottersack aufgespeicherte Dotter in's Innere von Zellen aufgenommen, während bei den Vögeln der gegen Ende der Bebrütungszeit in den Leib aufgenommene Dottersack noch einen grossen Theil unresorbirten Materiales enthält.

Der Begriff des Lecithoblasten ist in erster Linie ein physiologischer. Laut obiger Darlegung verstehen wir darunter einen

1) Die Bildung des Knochenfischperiblastes durch Verschmelzung von Randblastomeren wird von einer Reihe von neueren Beobachtern Wenkebach, Sobotta, Ziegler, Reinhard als einzig vorkommender Modus angenommen. Meine vor zwei Jahren publicirten Beobachtungen an Forellenkeimen hatten mich veranlasst, im Anschluss an Henneguy und an Kowalewski den Periblast aus Resten ungefurchten Eiplasmas hervorgehen zu lassen. Mir scheint, dass die eine Bildungsweise die andere nicht ausschliesst.

mehr oder minder ungegliederten Theil des protoplasmatischen Keimes, dem als besondere Leistung die Aufbewahrung und Verarbeitung von Dotter zufällt. In den holoblastischen Eiern enthält ein Theil der Blastomeren von vornherein einen grösseren Vorrath von Dotter. Bei den meroblastischen Eiern muss der Dotter vom Plasma des Lecithoblasten erst aufgenommen werden. Dazu ist unmittelbarer Contact erforderlich; es können daher nur die Blastomeren oder Syncytien Dotter aufnehmen, die mit solchem in Berührung stehen. Solange die Blastomeren noch nicht zur Bildung fester Keimblätter zusammengetreten sind, ist es möglich, dass dotterbeladene Elemente aus den tieferen Schichten des Keimes in höhere übertreten. Diese Möglichkeit hört aber bald auf, und nun gliedert sich die tiefstgelegene, dem Dotter zugekehrte Schicht des Keimes als Lecithoblast ab. Wird in der Folge der Contact des Keimes mit dem Dotter durch Bildung trennender Gränzschichten oder durch Flüssigkeitsansammlungen unterbrochen, so hört auch für den Lecithoblast die Möglichkeit fernerer Dotteraufnahme auf. Seine Eigenschaften können sich nun erheblich ändern, die Aenderungen sind für die einzelnen Eiformen gesondert zu betrachten.

Lecithoblast und Trophoblast. Als physiologisches Organ der Nahrungsaufnahme kann der Lecithoblast durch Thiere von anderer morphologischer Stellung ersetzt werden, das zeigt uns die Entwickelung des Säugethierkeimes. Der dotterarme Säugethierkeim hat, auch nachdem er zur Keimblase sich ausgeweitet hat, kein aufgespeichertes inneres Material zur Verfügung; er ist in seiner Ernährung auf seine äussere Umgebung angewiesen, und nun sind es Zellen der äussersten Schicht, die die Rolle der Materialaufnahme übernehmen und als sog. Trophoblast zur Bildung der Placentareinrichtungen führen. Die Bezeichnung „Trophoblast" ist von HUBRECHT für die placentabildenden Zellen des Säugethierkeimes eingeführt worden[1]) und sie ist gleich der

1) A. W. HUBRECHT hat die Bezeichnung „Trophoblast" für die äussere Wand der Keimblase eingeführt, soweit sie sich nicht an der Embryobildung betheiligt (Anat. Anzeiger 1888 III S. 511 und „die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes" 1895. Amsterdam, Vers. d. Kon. Akad. V. Vetewsch. II Sectie D IV. 5). Der Name ist mit Rücksicht darauf gewählt, dass die Rolle der betreffenden Zellenlage in erster Linie bei der Nahrungszufuhr zum Embryo sich abspielt. Von neueren Bearbeitern der Placentabildung beim

Bezeichnung Lecithoblast eine physiologische.[1]) Lecithoblast und Trophoblast sind Organe von übereinstimmender Bedeutung, und sie entwickeln sich unter übereinstimmenden Bedingungen. Beide entwickeln sich unter üppigen Ernährungsbedingungen dadurch, dass Plasmagebilde Nahrungsvorräthe in sich aufspeichern und zu Gunsten des sich entwickelnden Embryos verarbeiten. Beide zeigen rapides Wachsthum und, wie im Lecithoblast der Knochenfische und Selachier, so kommt es auch im Trophoblast der Säugethiere zur Syncytium- und zur Riesenkernbildung.

Lecithophor und Lecithoblast. Einen eigenthümlichen neuen Begriff hat van Beneden unter der Bezeichnung „Lecithophor" festzustellen gesucht. Dieser Forscher geht von der Voraussetzung aus, dass der gelbe Dotter des Sauropsideneies nach erfolgter Furchung von Kernen durchsetzt sei, dass demnach das gesammte Deutoplasma als Inhalt unsichtbarer, bez. unabgegränzter Zellen angesehen werden dürfe. Auch der flüssige Dotter und speciell die in der Subgerminalhöhle befindliche Flüssigkeit seien ursprünglich intracellulär entstanden. Unter dieser Voraussetzung fasst van Beneden die gesammte Masse des flüssigen und körperlichen Dotters als Inhalt einer angeblich aus Zellen bestehenden Formation zusammen; dazu rechnet er ferner die Zellen, die den Boden der Keimhöhle bilden (das Paraderm von Kupffer) und er bezeichnet das Ganze als „Lecithophor". Eine im Innern des Lecithophor auftretende Höhlung ist als „Lecithocoelom" (lécithocèle) zu benennen, und unter diese Bezeichnung fallen sowohl die Keimhöhle des Sauropsideneies als der Binnenraum der Säugethierkeimblase.

van Beneden's Lecithophor ist eine eminent morphologische Conception und daher mit dem Lecithoblastbegriff nicht zur

Menschen ist diese Bezeichnung angenommen worden, so besonders von Siegenbeek van Heukelom (His Archiv 1898 S. 31 ff.) u. von Peters (Ueber die Einbettung d. menschl. Eies. Leipzig-Wien 1899 S. 47 ff.). Hubrecht's Trophoblast umfasst ausser der Rauber'schen Deckschicht, bez. dem „Träger" von Selenka u. a.) die jenseits vom Embryonalbezirke gelegene ectodermale Keimblasenwand. Von neuren Autoren hat van der Stricht für dieselbe Bildung den Namen „Placentarectoblast" vorgeschlagen (Vers. der anat. Ges. in Tübingen 1899 S. 76) und van Beneden, der an Fledermausciern eine Spaltung der Haut in zwei Lagen, eine plasmodiale und eine zellige verfolgt hat, bezeichnet diese Lagen als „Plasmodioblast" und „Cytoblast" (Vers. d. a. G. in Tübingen 1899 S. 322 ff.).

1) Man vergl. hierzu auch den interessanten Artikel von Bonnet „Ueber Embryotrophe" in der d. medic. Wochenschr. 1899 No. 45.

Deckung zu bringen. Inwieweit sich der Begriff in der Anwendung als nützlich erweisen wird, muss die Folge zeigen. Bedenklich ist zunächst die Unsicherheit seiner thatsächlichen Unterlage. Weder im Gelben des Vogeleies, noch im Dotter der Knochenfisch- und der Selachiereier sind unbestreitbar Kerne nachgewiesen. Aber selbst wenn das Vorhandensein zerstreut liegender Kerne nachgewiesen wäre, so besteht doch für diese Eier ein tiefer physiologischer Gegensatz zwischen den Begriffen von Lecithophor und Lecithoblast. Im Vogelei und im Ei der Knochenfische und Selachier bildet die Dottermasse eine unorganisirte Anhäufung von Nährmaterial; sie ist durchweg unbelebte Substanz. Der Lecithoblast aber ist lebendes, von Nährmaterial mehr oder minder reichlich durchsetztes Gewebe. Das in der Dottermasse jener Eiformen aufgehäufte Material wird erst von der Zeit ab assimilationsfähig, da es von lebendem Plasma, von Zellen des Keimes, von syncytialem Periblast oder späterhin von Epithelzellen des Dottersackes aufgenommen worden ist. Nach VAN BENEDEN's Darstellung fällt zwar der Lecithoblast mit unter den Begriff seines Lecithophors, aber er verschwindet darin als völlig unbeachtetes Theilstück, und seine Rolle als morphologisch gesondertes, physiologisch bedeutsames Organ des Keimes findet dabei keine Berücksichtigung.

Als Haupttypen der Lecithoblastbildung bei Wirbelthieren können wir unter Beiseitelassung der noch unvollkommen studirten Zwischenformen aufstellen:

den Batrachiertypus,
den Vogeltypus und im Anschluss daran
den Reptilientypus,
den Typus der Knochenfische,
den Typus der Selachier.

Auf den Lecithoblast der Batrachier werde ich hier nicht eintreten. Die übrigen Haupttypen zerfallen naturgemäss in zwei Gruppen. Bei den Vögeln kommt es zur Bildung eines in der seitlichen Verlängerung des Endoblastes liegenden Keimwalles. Dagegen entsteht bei den Knochenfischen und bei den Selachiern unter dem Blastoderm ein syncytialer Lecithoblast, der sogenannte Periblast. Die Reptilien schliessen sich hinsichtlich der Keimwallbildung den Vögeln an, allein auch sie entwickeln einen unter dem Blastoderm befindlichen Lecithoblast, Anfangs mehr syncytialen später mehr zelligen Gefüges.

Die Keimwallbildung im Ei des Hühnchens.

Seitdem ich im Jahre 1866 auf Grund von Beobachtungen am bebrüteten Hühnerei das Wort „Keimwall" zuerst gebraucht[1]) und zwischen einem unorganisirten und einem organisirten Keimwall unterschieden habe, hat sich eine reiche Litteratur über den betreffenden Keimbezirk entwickelt, die hier zu discutiren mir indessen kaum von Interesse zu sein scheint. Immerhin darf ich nicht verschweigen, dass mir noch bis in die neueste Zeit hinein HANS VIRCHOW das Recht, von einem organisirten Keimwall zu sprechen bestreitet, da das Organ, das ich so bezeichnet habe, ganz und gar unter den Begriff des Dottersackepithels falle.

Wenn man dem Keimwall den Namen eines Dottersackepithels ertheilen will, so kann dies nur unter einer ungewöhnlichen Ausweitung des Epithelbegriffes geschehen, denn er besitzt Eigenschaften, die von denen anderer Epithelien wesentlich abweichen. Schon deshalb kann man nicht vermeiden, ihm einen eigenen Namen zu geben. Im Uebrigen scheint mir der Name das Nebensächliche und ich komme daher sofort auf die sachliche Betrachtung zurück.

Meine älteren Beobachtungen aus den Jahren 1866—1868 hatten mich zur Erkenntniss geführt, dass der weisse Dotter, auf dem der Rand der Keimscheibe aufruht, schon im Verlauf des ersten Bebrütungstages von Zellen des Keimes durchwachsen wird, und dass sich dabei ein eigenthümliches Gewebe bildet, das aus einem Protoplasmagerüst und aus eingelagerten weissen Dotterkugeln besteht. Dies Gewebe bezeichnete ich als „Keimwallgewebe" oder als „organisirten Keimwall". Anfangs haftet das Keimwallgewebe noch am Epiblast, später löst es sich von diesem ab, und gleichzeitig erscheint zwischen beiden von einander getrennten Lagen eine neue selbstständige Schicht, die ich als Gefässblatt vom übrigen Mesoderm unterschieden habe. Die Bildung von Keimwallgewebe, dessen Ablösung vom Epiblast und die Ausdehnung des Gefässblattes schreiten peripheriewärts vor. Jenseits vom Umkreis, in dem die Lösung schon erfolgt ist, dem Gefässhof der älteren Embryologen, bleibt stets ein Ring, in dem der Keimwall am

1) Ueber die erste Anlage des Wirbelthierleibes 1866. Verhandl. der naturf. Ges. in Basel Bd. IV S. 493 ff. und Unters. über die erste Entw. des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868, S. 75 und Taf. VI Fig. VIII.

Epiblast anhaftet, der sogenannte Dotterhof. Der alleräusserste Saum der Keimscheibe besitzt noch keinen organisirten Keimwall. Meine erste Darstellung von der Umschliessung weissen Dotters durch zellige, vom Keim ausgehende Fortsätze beschränkte sich noch auf Feststellung des allgemeinen Befundes. Eine spätere Untersuchung an lebendem Material (1875) erlaubte mir, direct zu verfolgen, wie tiefliegende Zellen des Keimes vermöge ihrer sehr ausgesprochenen amöboiden Beweglichkeit die ihnen benachbarten Dotterkörner und Dotterkugeln in sich aufnehmen.[1]) Auch unverletzte weisse Dotterkugeln werden von ihnen umschlossen, und als Uebergangsformen trifft man grössere Kugeln mit kappenartiger Umhüllung (Fig. 3). Aus der Verschmelzung dottererfüllter Zellenleiber ist das Protoplasmanetz des ausgebildeten Keimwalles abzuleiten, wie ich dies in einem späteren Aufsatz (1877) ausdrücklich nachgewiesen und durch Zeichnungen belegt habe.[2])

Fig. 3. Weisse Dotterkugel zur Hälfte von einer Keimzelle umwachsen. Isolationspräparat, „frisch." nach 38-stündiger Bebrütung. Durch Fuchsin färbte sich die obere blasse Hälfte des Gebildes, die untere blieb ungefärbt. (Copie einer 1875 publicirten Figur.)

An dünnen Schnittpräparaten nach neuerer Technik sind die Vorgänge noch etwas mehr in's Einzelne zu verfolgen. Am unbebrüteten Keim sind die Zellen der unteren Keimschicht von denen der oberen nicht allzusehr verschieden. In dem Randtheil eines unbebrüteten Hühnerkeimes gehen obere und untere Keimschicht in einander über, und sie sind nahezu gleich dick. Die untere, lockerer gefügt, als die obere, ist eher etwas schwächer. Die Durchmesser der Zellen betragen zwischen 18 und 20 μ. Dotterkörner finden sich auch in Zellen der obern Schicht, obwohl nicht sehr reichlich. In der untern Schicht liegen sie mehr vereinzelt, und ihre maximalen Durchmesser betragen nicht über 5 μ.

Schon wenige Stunden nach Beginn der Bebrütung hat sich der Character des Scheibenrandes verändert, der Zusammenhang der Hypoblastzellen ist gelockert, die Zellen selbst sind von reichlichen Dotterkörnern durchsetzt und nunmehr erheblich grösser, als die Epiblastzellen. Die verschiedenen Hypoblastzellen wechseln in ihren Dimensionen; neben solchen von 16 μ finden sich andere

1) HIS, Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen 1875. Zeitschrift für An. u. Entwgesch. Bd. I S. 274 ff.

2) HIS. Neue Untersuchung über die Bildung des Hühnerembryo. HIS u. BRAUNE, Archiv f. 1877. S. 136 ff. u. Taf. V Fig. 9—10.

von 30 μ und darüber (Fig. 4). Etwas später finden sich sogar einzelne bis zu 40 μ. Dabei nimmt nicht nur die Menge sondern auch die Grösse der umschlossenen Dotterkörner zu. Indessen werden während der ersten Bebrütungsstunden nur freie Dotterkörner von den Keimzellen aufgenommen. Erst von der dritten und vierten Entwickelungsstufe an erscheinen in dem sich bildenden Keimwall auch unverletzte weisse Dotterkugeln mit Innenkörpern bis zu 10—16 μ. (sog. Keimwallkugeln.)[1])

Die dotterfressenden Hypoblastzellen bleiben Anfangs vom Epiblast und von einander durch mehr oder minder breite Zwischenräume getrennt. Dann aber legen sie sich wieder an

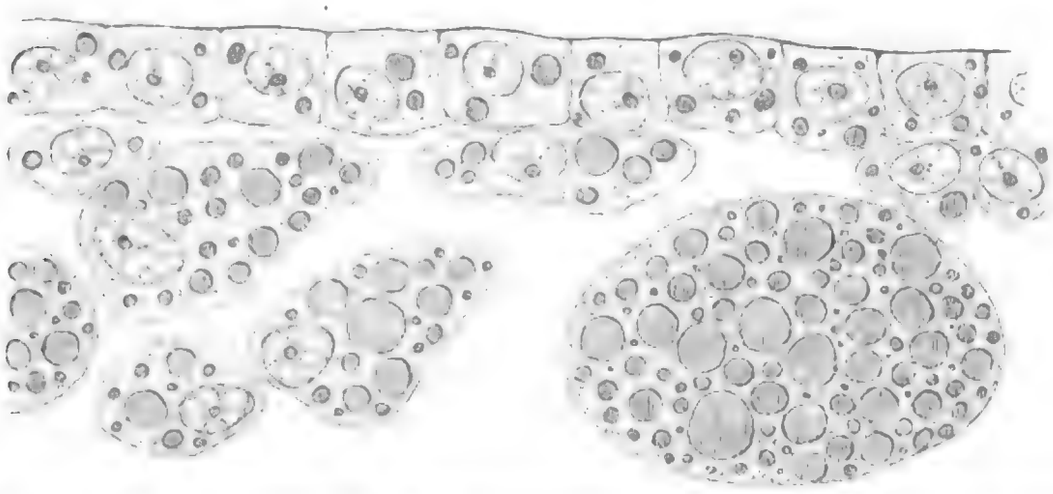


Fig. 4. Rand eines Hühnerkeimes auf früher Entwickelungsstufe. Vergr. 1000fach. Der Epiblast erscheint als geschlossene Haut. Die Zellen des Hypoblast liegen noch grossentheils vereinzelt und sind meistens von Dotterkörnern reich erfüllt. Bei dieser und verschiedenen anderen Figuren habe ich die Dotterkugeln und -körner durch dunkle Schraffirung bezeichnet.

einander an und verbinden sich mit ihren Oberflächen. Zuerst treten die Zellen der tiefsten Lage zusammen und sie bilden nunmehr eine gegen den Dotter sich abschliessende Platte (Fig. 5). Die darüber liegenden Zellen können vorübergehend noch ihre Selbstständigkeit wahren und offne Spalträume frei lassen. Dann

1) Die Stufenbezeichnungen sind die in meinen älteren Arbeiten benutzten:
II. erstes Auftreten des Primitivstreifens.
III. Scharfe Ausprägung der Primitivrinne.
IV. Schluss der vorderen Hälfte der Primitivrinne. Abgliederung der Medullarplatte. Auftreten von 1 oder 2 Urwirbeln.
V. Beginnender Medullarschluss, Erscheinen des noch gestreckten Herzens.
VI. Schärfere Abgliederung der Augenblasen, Auftreten der Gehörgrube und der Kopfganglien. Bildung der Amnionkappe des Kopfes.
VII. Beginnende Seitwärtslegung des Kopfendes des Embryo.
VIII. Auftreten der ersten 3 Kiemenspalten.

aber legen auch sie sich an einander an und verlöthen sich mit einander und mit den unterliegenden Zellen zu einer lückenfreien, bis an den Epiblast reichenden Masse, dem organisirten Keimwall. Ist diese Stufe erreicht, so schreitet der Prozess der Dotterdurchwachsung nach der Tiefe nicht weiter fort, wohl aber nach der Fläche und zwar in eben dem Maasse, als die Keimscheibe an Umfang zunimmt. Die jüngsten Keimwallstufen liegen daher an der Peripherie, in kurzer Entfernung vom Rand, die ältesten an der Grenze der Area pellucida. Der alleräusserste Rand der Scheibe pflegt nicht den Character des Keimwalles zu haben.

Die in den Keimwall aufgenommenen Dotterbestandtheile werden allmählig aufgelöst. Die Erscheinungen, unter denen dies

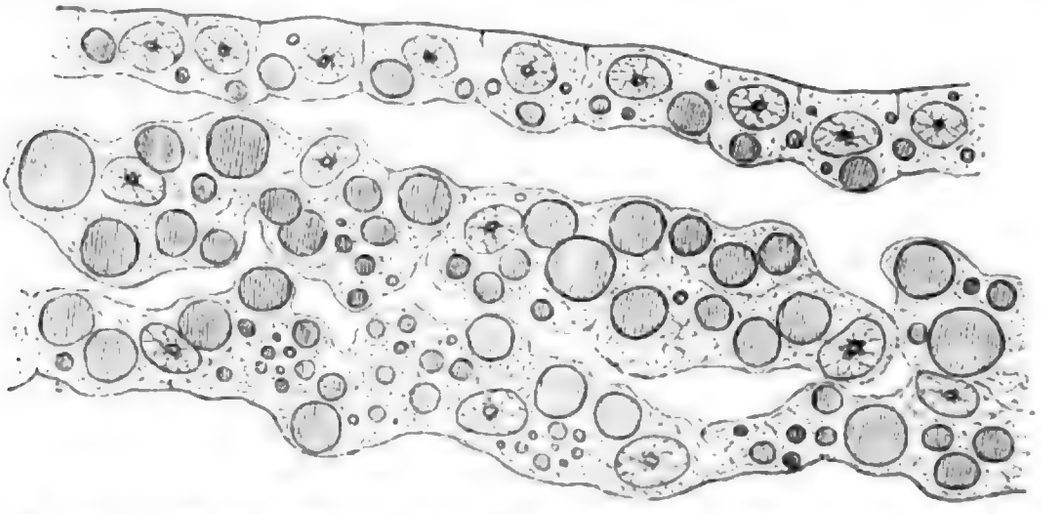


Fig. 5. Keimwallbildung des Hühnerkeimes, Stufe II. Vergr. 1000fach. Die dem Dotter zugekehrten Zellen haben sich bereits zu einer zusammenhängenden Lage verbunden. Darüber liegen grosse dotterhaltige Zellen zum Theil durch Spalträume von einander und von der tieferen Lage geschieden.

geschieht, wechseln mit den Entwickelungsstufen der Keime. Die von den innersten Keimwallstrecken aufgenommenen kleinen Körner verschwinden, zum Theil ohne Spuren zu hinterlassen. Etwas grössere Kugeln zerfallen, bevor sie sich auflösen, in Haufen von groben Körnern (Fig. 6).

Vom Beginn des zweiten Tages (V. Stufe) ab, erfahren die Innenkörper der Keimwallkugeln am jeweiligen Rande der Area vasculosa und jenseits davon in der Area vitellina eine eigenthümliche Metamorphose, deren Ergebniss die Bildung von gelbröthlich gefärbten, körnigen Substanzballen ist. Diese Ballen enthalten theils gröbere, theils sehr feine Körner in einer blassen Grundsubstanz eingelagert. Das Vorhandensein der letzteren bedingt eine scharf gezeichnete Umgränzung der Ballen. Bald enthält eine Keimwall-

kugel einen einzigen grösseren, bald auch mehrere kleinere Substanzballen, auch kann ein Ballen aus mehreren kleineren Abtheilungen bestehen. Diese Gebilde sind sowohl an frischem Material, als an Schnittpräparaten zu sehen. Vielfach findet man einen

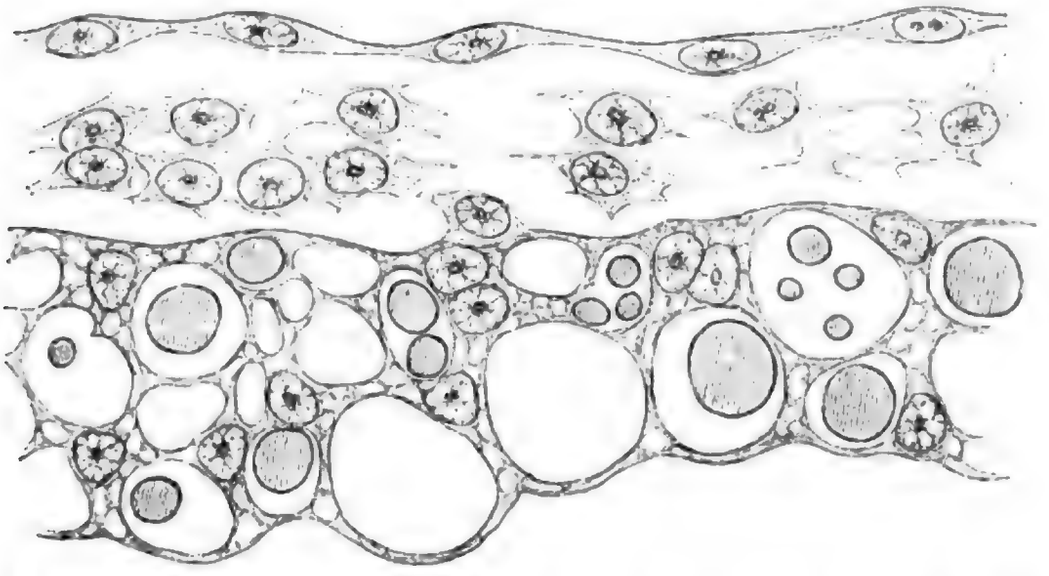


Fig. 6. Keimwall des Hühnchens, Stufe III. Plasmagerüst mit Kernen, darüber Protenchymzellen. Die Maschen des Plasmagerüstes enthalten noch einzelne Dotterkugeln. Vergr. 1000fach.

Theil der Ballen, oder auf gewisse Strecken hin Alle, mit einen oder mit mehreren inneren hellen Flecken versehen. Bei mässigen Vergrösserungen bekommt man dann den Eindruck von körnerreichen, kernhaltigen Zellen (Fig. 7). In meinen älteren Arbeiten

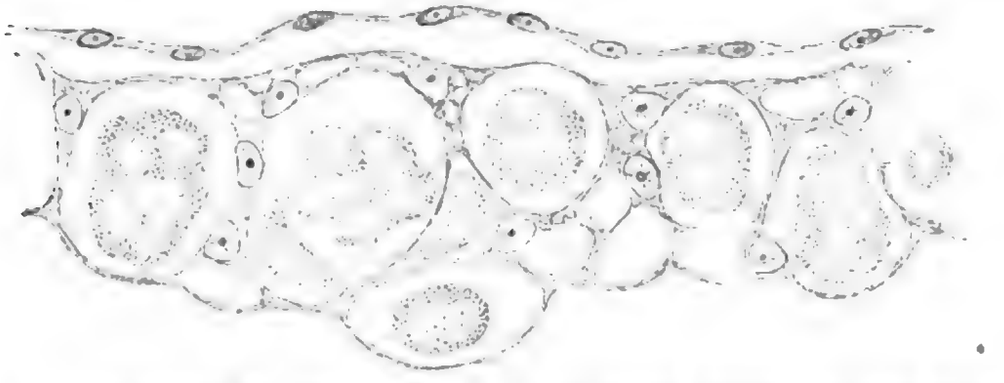


Fig. 7. Aeusserer Keimwall des Hühnchens, Stufe VI. Vergr. 500fach. Innerhalb der Räume des Keimwalles liegen feinkörnige Substanzballen mit hellen Flecken.

von 1868 und 1875 habe ich die fraglichen Gebilde in der That für Zellen angesehen und demnach geglaubt, die Entstehung ächter Zellen im Innern von weissen Dotterkugeln beobachtet zu haben.

Meines Wissens hat sich kein anderer Beobachter die Mühe genommen, diese merkwürdigen Gebilde nachzuuntersuchen und

zu einer verständlichen Deutung derselben zu gelangen. Jetzt, wo wir die Eigenschaften des Keimwalles an sehr viel dünneren Schnitten studiren können, als vor 30 Jahren, ist es möglich, der Geschichte der Körnerballen etwas mehr nachzugehen. Schnitte der VI. bis VIII. Stufe zeigen im äusseren Keimwall der Area opaca mehrfach geschichtete Lagen von grösseren, sehr körnerreichen Substanzballen. Jeder Ballen liegt in einem Maschenraum des kerntragenden plasmatischen Fachwerkes. Am Rande der Area pellucida ist dies Fachwerk allein vorhanden und es umschliesst hier weite durchsichtige Lückenräume. Zwischen den äusseren und inneren Bezirken finden sich Uebergangsformen, die ein Urtheil über das Schicksal der Körnerballen erlauben. Im Allgemeinen werden diese mit fortschreitender Entwickelung durchsichtiger. Dabei beginnt die Aufhellung vielfach im Innern der Ballen, und es entstehen so die oben erwähnten hellen Flecke. Fernere Uebergangsformen finden sich als gleichmässig aufgehellte Ballen mit sparsam eingestreuten Körnern. Zuletzt finden sich nur noch kleine und vom Rand her angefressene Reste solcher Gebilde. Aus der Gesammtheit der Bilder ist aber zu erschliessen, dass die aus den Dotterkugeln hervorgegangenen Körnerballen eine allmählige Auflösung erfahren. Der im Keimwall peripheriewärts fortschreitenden Einschmelzung der umschlossenen Dotterbestandtheile entspricht die zunehmende Aufhellung des Gefässhofes.

Das plasmatische, nach Lösung des Dotters zurückbleibende Fachwerk enthält zunächst Maschenräume von sehr ungleicher Weite. Die Kerne liegen Anfangs in allen Tiefen des Gerüstes, sind auch reichlich vorhanden, oft in Häufchen von zwei, drei oder noch mehreren beisammen. Dann aber ordnen sich die Zellen zu einfachen Reihen, deren Kerne vorzugsweise nur auf der oberen, dem Dotter abgewendeten Seite liegen. Die dem Dotter zugewendete Seite der nunmehrigen Epithelschicht zeigt jetzt eine Reihenfolge grosser durchsichtiger Lückenräume.

Der Lecithoblast des Reptilieneies.

Mein Material über Reptilienentwickelung umfasst keine geschlossene Reihe. Ich habe Gelegenheit gehabt, Eidechseneier aus späteren Furchungsstufen, aus dem KUPFFER'schen Einstülpungsstadium und aus der Zeit der bereits begonnenen Embryobildung

zu untersuchen. Die Präparate für die jüngeren und jüngsten Stufen hat mir Herr Prof. KAESTNER gütigst zur Verfügung gestellt. Meine thatsächlichen Befunde reihen sich indessen den von anderen Forschern (KUPFFER, STRAHL, H. VIRCHOW, MEHNERT u. A.)[1]) gegebenen Schilderungen zwanglos ein, und so glaube ich doch, ein brauchbares Uebersichtsbild der betreffenden Vorgänge geben zu können. Hinsichtlich der Deutung der thatsächlichen Befunde gehen auch die oben citirten Beobachter ziemlich weit auseinander.

Die jüngsten von mir untersuchten Eidechsenkeime sind Scheiben von ca. $2^1/_2$ mm Durchmesser gewesen. An solchen Scheiben ist eine dünne, ein- bis zweischichtige Mittelscheibe von einem 3 bis 4 Zellen hohen Randwulst zu unterscheiden. Der Keim liegt

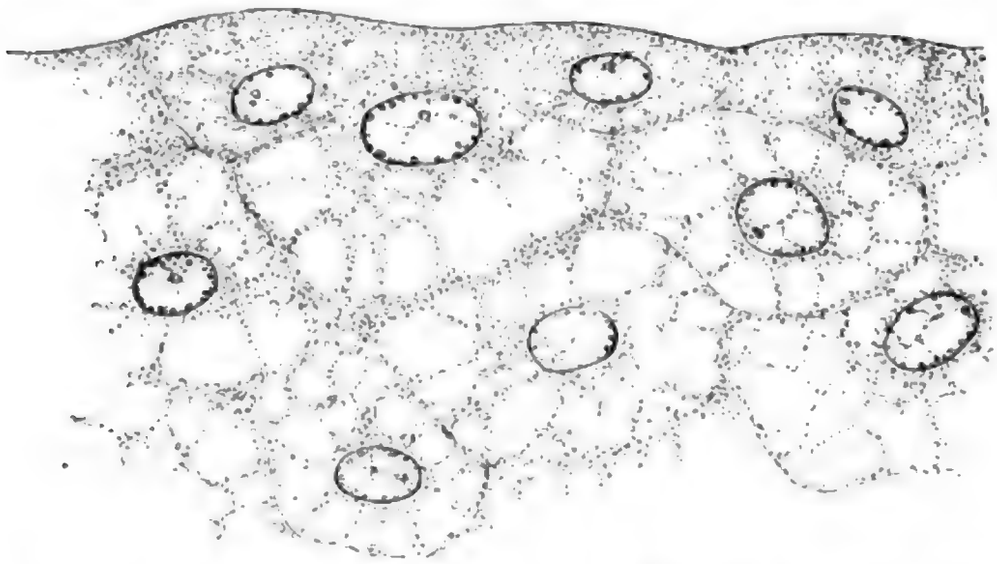


Fig. 8 Senkrechter Durchschnitt durch den Randwulst eines Eidechsenkeimes von $2^1/_2$ mm Durchmesser. Vergr. 1000fach. Präparat von Herrn Prof. KAESTNER.

dem Dotter noch allenthalben dicht an. Die unteren Zellen des Randwulstes sind umfangreich (25—40 μ), sie sind von einem grobkörnigen morphoplasmatischen Gerüst durchsetzt, das sich an der Peripherie der Zellen als Gränzschicht ausbreitet. Stellenweise fehlt an den den Dotter berührenden Zellen eine Gränzschicht. Die Zwischenräume des Zellengerüstes sind frei von Einlagerungen. In den Zellen der oberflächlichsten Keimschicht ist

1) C. KUPFFER 1882. Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere. HIS u. BRAUNE's Archiv 1882. — H. STRAHL 1887. Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechsen. Ztschr. f. wissensch. Zool. XLV. S. 282 ff. — H. VIRCHOW 1892 l. c. — E. MEHNERT 1891. Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria Taurica.

das Plasmagerüst erheblich dichter, diese Zellen sind auch weniger umfangreich als die tiefgelegenen (25—30 μ breit, 13—17 μ hoch). An ihrer freien Seite sind sie von einer gemeinsamen Gränzlinie eingefasst, nach einwärts ist dagegen der epitheliale Abschluss noch nicht erfolgt (Fig. 8).

Die nächste Stufe (Fig. 9), über die mir Präparate vorliegen, zeigt eine Embryonalanlage mit KUPFFER'scher Grube; der Durchmesser der Scheibe beträgt ca. 6 mm. Die Mittelscheibe des Keimes ist durch einen, etwa ein halbes Millimeter tiefen Zwischenraum vom Dotter getrennt. Seitwärts nach dem Randwulst hin verlängert sich der Raum in eine enge Spalte. HANS VIRCHOW bezeichnet den Mittelraum als subgerminale Höhle, dessen Fortsetzung als perilecithalen Spalt. Die Bezeichnungen bieten zu keinen Missverständnissen Anlass, nur darf bemerkt werden, dass diese Raumsysteme unter den allgemeinen Begriff der Keimhöhle mit einbezogen werden können, da der Reptiliendotter zu der Zeit Kerne und Protoplasma enthält, somit als Theil des Gesammtkeimes sich ausweist.

Am Boden der Keimhöhle liegen einzelne mit Deutoplasma beladene Zellen. Im Uebrigen trennt sich der Dotter durch eine dünne Gränzschicht von der Höhle. Jenseits vom Rand der zelligen Keimtheile gränzt sich, wie dies H. VIRCHOW gezeigt hat, die Aussenfläche des Dotters durch einen Protoplasmasaum ab. Ich fasse diesen Saum als Periblastplasma auf, in eben dem Sinn, wie beim Selachierei, d. h. ich halte ihn nicht für ein primäres Attribut des Dotters, sondern für ein Product von Randzellen, die nach Auflösung ihrer Gränzschicht im Dotter sich ausgebreitet haben. Unter dem Randwulst des Keimes finden sich, im Dotter zerstreut, Protoplasmainseln mit Gruppen von Kernen. Auch diese Bildungen können als Abkömmlinge von Keimzellen verstanden werden, die sich in den Dotter eingefressen und ihre selbstständige Umgränzung verloren haben.[1])

1) STRAHL 1887 l. c. S. 289 nennt die im Dotter gelegenen Zellen „Parablast" und bemerkt dazu: „man könnte wohl auch sagen, dass es sich bei allen von Autoren als Parablastzellen beschriebenen Zellen um Entoblastzellen handelt. Es lässt sich ein solcher Standpunkt ja rechtfertigen, wenn man, vom späteren Entwickelungszustand ausgehend, Alles als Entoblast bezeichnet, was dotterwärts vom mittleren Keimblatt liegt." STRAHL hat indessen practische Gründe die im Dotter liegenden Zellen nicht Entoblast zu nennen.

Das Ectoderm des Randwulstes ist nunmehr eine scharf abgesetzte einschichtige Zellenlage. Die daran anstossenden Elemente zeigen noch die Eigenthümlichkeiten von Zellen früherer Stufen, ein weitmaschiges Morphoplasmagerüst von körnigem Aussehen und weite hyaline Zwischenräume. In den oberen Schichten sind die Zellen kleiner (16 bis 20 μ) und sie liegen hier ziemlich dicht beisammen. Die dem Dotter näher liegenden Zellen stehen dagegen unter einander in losem Verband oder sie liegen völlig vereinzelt, durch Zwischenräume von einander getrennt. Diese dem Dotter zunächst liegenden Zellen erreichen von 30 bis zu 50 μ Dm., ihr

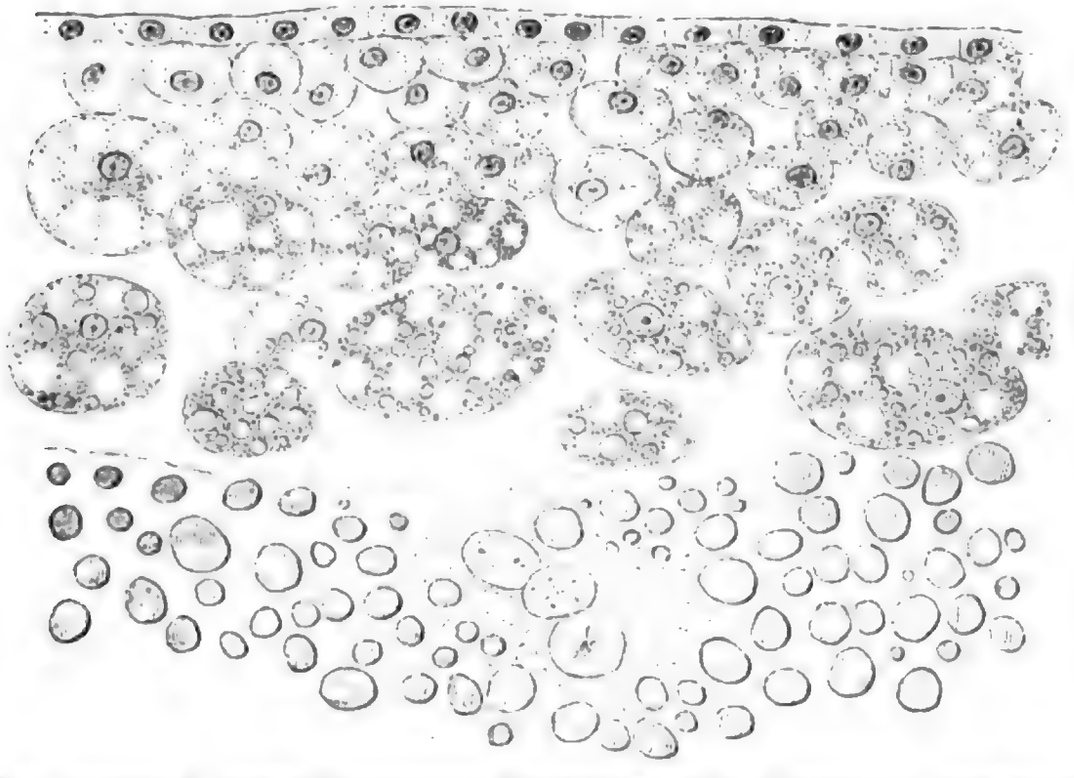


Fig. 9. Durchschnitt durch den Randwulst eines Eidechsenkeimes von 6 mm Durchmesser. Vergr. 500fach Präparat von Herrn Prof. KARSTNER.

Plasmagerüst besteht aus breiten, von Dotterkörnern durchsetzten Balken. Dem entsprechend sind die hellen Binnenräume dieser Zellen verhältnissmässig eng, oft von geringerem Durchmesser als die Plasmabalken, und das Gesammtgefüge der Zellen bekommt dadurch den Character des Wabenartigen (Fig. 9). Dieses Bild des Randwulstes mit seinen zerstreut liegenden Zellen erinnert zu der Zeit an dasjenige, das wir für den Hühnchenkeim in einer etwas früheren Entwickelungsphase kennen gelernt haben (s. o. S. 197 Fig. 4 u. 5). Mit dem Unterschied allerdings, dass das in die Zellen aufgenommene Deutoplasma durchweg aus verhältniss-

mässig kleinen Körnern besteht. Spätere Stufen zeigen auch im Eidechsenkeim einen compacten Keimwall mit inneliegenden grossen Dotterkugeln.

Meine nächsten Präparate stammen von Keimen mit Embryonen von 3 — 4 mm. Zu der Zeit ist das Gefässblatt vorhanden und es besteht aus weiten, am Rand des Gefässhofes mit einem Sinus terminalis abschliessenden Röhren. Ein einschichtiges Endoderm (das Dottersackendoderm der Autoren) erstreckt sich bis an die Gränze des Gefässhofes und geht hier in den dicken Keimwall über (den „Randwulst" von H. STRAHL, oder „Randwulst des Lecithoderm" von H. VIRCHOW). Die Zellen des einschichtigen Endoderms sind von einem weitmaschigen Cytospongium durchsetzt. Nur in einzelnen Randzellen finden sich dunkle Dotterkugeln, im Uebrigen sind die Maschenräume sämmtlich von klarem Inhalt erfüllt. Die Kerne der Endodermzellen liegen an der vom Dotter abgekehrten Seite.

Auch der Keimwall ist in seiner gesammten Höhe von einem weitmaschigen feinen Plasmagerüst durchsetzt, in dem die Kerne meistens gruppenweise und in verschiedenen Höhen vertheilt sind. Eine fortlaufende, von Kernen begleitete Gränzschicht schliesst den Keimwall dotterwärts ab. Das Keimwallgerüst enthält unregelmässig vertheilte Dotterkugeln, deren grösste bis zu 15 μ messen. Von den vielen kleinen Dotterkörnern, die in den Randwulstzellen jüngerer Stufen aufgespeichert waren, ist Nichts mehr übrig. Sie haben sich aufgelöst, die Structur des Plasmas ist dadurch feiner geworden und die mit hyaliner Substanz erfüllten Räume haben sich erweitert.

Die im inneren Bereiche des Keimwalls so scharf ausgeprägte Plasmaschicht mit ihrem Besatz von Kernen hat an meinen Präparaten nur eine Breite von 0,5 bis 0,7 mm. Sie läuft peripheriewärts in ein ringförmig ausgebreitetes Lager von dotterfreien oder doch dotterarmen Zellen aus, die in mehreren Schichten dicht über einander liegen (Fig. 10). Jenseits von diesem Zellenlager hört die scharfe Abgränzung des Keimwalles auf. Schon unter dem Zellenlager und selbst centralwärts davon erscheinen grosse mit Dotterkugeln beladene Zellen, sie nehmen peripheriewärts an Menge zu und vermitteln den Anschluss zwischen Keimwall und Dotter.

Das obengeschilderte Verhalten ist für die gesammte nach-

folgende Entwickelung bedeutungsvoll. Je loser der Verband der Zellen unter einander ist, um so günstiger sind für sie die Bedingungen der Dotteraufnahme. Beim Hühnerkeim schliesst sich der Keimwall frühzeitig gegen den Dotter hin ab. Dagegen entsendet der Keim der Eidechse über das Keimwallgebiet hinaus Schaaren von lecithophagen Zellen. Aus dem Vorkommen unabgegränzter kernhaltiger Plasmainseln im Dotter selber ergiebt sich überdies, dass ein Theil der vom Keim abgegebenen Zellen, ähnlich wie bei der Periblastbildung der Selachier die selbstständige Umgränzung verliert und nun diffus sich auszubreiten vermag.

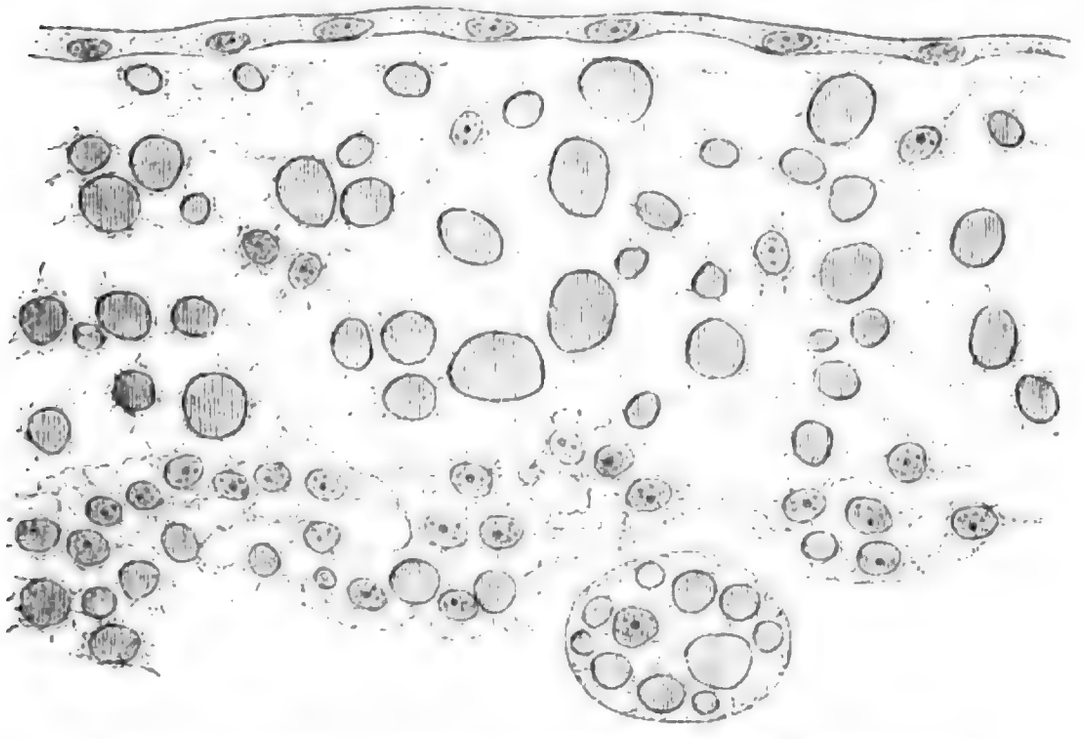


Fig. 10. Zellenlager an der unteren Gränzfläche des Keimwalles. Vergr. 600fach.

Das Endergebniss ist eine Einbeziehung des gesammten Dottersackinhaltes in den Lecithoblast. Während der Dottersack des Hühnchens zur Zeit seiner Aufnahme in den Bauch noch grosse Mengen unresobirten Dotters umschliesst, besteht, wie wir durch STRAHL wissen, der Dottersackinhalt der Eidechse von einem gewissen Zeitpunkt ab ausschliesslich aus dotterhaltigen Zellen.

Der Zerfall der Dotterbestandtheile geht ähnlich, wie beim Hühnchen, in verschiedenen Entwickelungszeiten etwas verschieden vor sich. Schon sehr frühzeitig sammelt sich in der Umgebung des Keimes feinkörniger Dotter an, und dieser wird von den Blastomeren und ersten Keimzellen zunächst aufgenommen. Ein

Zerfall grösserer Körner in kleinere und eine vom Rand her erfolgende Einschmelzung der Körner und Kugeln sind Vorgänge, die gleichfalls schon früh Platz greifen. Bei etwas vorgerückteren Stufen findet eine Auflösung der grösseren Kugeln von innen her statt, wobei die Kugeln von zahlreichen kleinen Vacuolen durchsetzt werden und mehr oder minder unregelmässige Formen annehmen. Die Aufnahme etwas gröberer Körner von 2—4 μ Seitens der Keimzellen erfolgt später als die des feinkörnigen Materials. Sind aber auch die gröberen Körner aufgebraucht, so kommen Dotterkugeln an die Reihe, schliesslich solche, die 10—15 μ Durchmesser haben.

Bei der Verdauung von Dotterkörnern und Dotterkugeln entstehen innerhalb der Zellen und des Keimwalles Hohlräume, die mit hyaliner Flüssigkeit erfüllt sind. Die Weite solcher Räume giebt einen Maassstab für die Ausgiebigkeit der erfolgten Dotterverdauung. Die am oberflächlichsten liegenden Zellen des Keimes werden am frühesten von der Dotterzufuhr abgeschnitten, sie klären sich frühzeitig auf und bleiben auch hinsichtlich der Grösse hinter den Zellen tieferer Lagen erheblich zurück. Mit ihrem geringen Dotterreichthum hängt es auch zusammen, dass es in ihnen nicht zur Entwickelung grosser hyaliner Räume kommt. Speziell im Randwulst überwiegt das Morphoplasma in den Zellen um so mehr, je oberflächlicher diese liegen. Ein ähnlicher Gegensatz wie zwischen den oberflächlicher und den tiefer liegenden Zellen macht sich zwischen den mehr central und den mehr peripherisch liegenden geltend. Auch hierbei äussert sich der Einfluss der Zeit. Innerhalb der Area pellucida verbinden sich die dem Dotter zugekehrten Zellen zuerst zu einer geschlossenen Epithelschicht, und damit hört die Einfuhr körperlicher Dotterbestandtheile auf. Die Zellen dieser Schicht, des nunmehrigen Endoderms, haben die aufgenommenen Dotterkörner längst verdaut, wenn in peripherischen Bezirken die Aufnahme mächtiger Dotterkugeln noch im vollsten Gang ist.

Die Bildung des Keimwalles vollzieht sich im Eidechsenei offenbar, wie im Hühnerei, dadurch, dass die durch Dotteraufnahme stark vergrösserten Zellen des Randwulstes sich aneinander anlegen und zu einer zusammenhängenden Platte verbinden. Das Gewebe des Keimwalles lässt streckenweise (besonders an der Peripherie) noch unverkennbar die Zusammensetzung aus grossen,

längs ihren Gränzflächen zusammenstossenden Zellen erkennen. Hans Virchow, der den Keimwall als ein geschichtetes Epithel definirt, hält dies für die Regel, aber er giebt dafür nur indirecte Wahrscheinlichkeitsgründe an, die Begränzung der inneren Fläche durch eine scharfe Linie und die unzweifelhaft zellige Gliederung des Lecithodermrandes. Im vollentwickelten Keimwallgewebe haben sich indessen die Spuren zelligen Aufbaues verwischt und nach dem Verhalten des Plasmagerüstes zu schliessen, scheinen die zonae limitantes der aneinandergedrängten Zellen eingeschmolzen oder durchbrochen zu sein (Fig. 10).

Das Plasmagerüst des ausgebildeten Keimwalles ist sparsam und zart, die hyalinen Zwischenräume aber sind weit und sie communiciren allenthalben mit einander. Die Dotterkugeln liegen nicht frei in den Hohlräumen, sondern sie sind den Gerüstbälkchen eingefügt. Je mehr sich das Plasmagerüst ausweitet, um so mehr treten die kernführenden Stellen desselben als anscheinend selbstständige Gebilde hervor. Ihrer verzweigten Form halber hat sie Strahl mit amöboiden Zellen verglichen und sie zugleich den Merocyten Rückert's zur Seite gestellt. Die letztere Bezeichnung passt insoweit, als jene Gebilde in der That Theilstücke von Zellen sind. Hans Virchow macht den Vorschlag, das Wort „merocytisch" als Adjectiv zu gebrauchen und als Hauptcharacter merocytischer Gebilde das Fehlen einer zelligen Abgränzung anzusehen, indessen anerkennt er nur unterhalb des Lecithoderms und des perilecithalen Spaltes wirkliche Merocyten. Man muss bei Anwendung des Wortes genauer unterscheiden: H. Virchow's Definition passt auf die vollen Theilstücke von Syncytien, d. h. auf die von mir sog. „Plasmochoren". Diese haben aber den Werth von vollständigen Zellen; die im Dotter auftretenden kernhaltigen Plasmainseln sind dagegen nur Theile von solchen, d. h. Merocyten im ursprünglichen Sinne von Rückert. Stellt es sich heraus, dass im voll entwickelten Keimwall der Reptilien die Zellenwandungen wirklich einschmelzen und die Gesammtplatte zu einem Syncytium wird, so repräsentiren dessen kernhaltige Plasmasterne nicht vollständige Plasmochoren, sondern blosse Merocyten.

Der Periblast der Selachier.

Die Bildung des Periblastes leitet sich bei Selachiern nach meiner Auffassung dadurch ein, dass die dem Dotter zunächst liegenden Blastomeren reichliche Dottermengen in sich aufnehmen und dass sie unter Auflösung ihrer Gränzschichten mit einander verschmelzen. Das also entstandene Syncytium besteht nunmehr aus kernhaltigen Inseln dichteren Plasmas, die durch helle, von einem lockeren Gerüst durchsetzte Zwischenstrassen (oder Diasteme) von einander getrennt bleiben. Gegen obige, in einer früheren Arbeit entwickelte Auffassung der Periblastbildung sind von RÜCKERT in seiner grossen Monographie über die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier Einwendungen erhoben worden, die einer eingehenden Besprechung bedürfen.

RÜCKERT's Monographie enthält eine solche Fülle von sorgfältig gesammeltem und verarbeitetem Beobachtungsmaterial, dass man ihr nur mit der grössten Achtung gegenüber treten kann. Auch hat m. E. RÜCKERT die Ableitung von Merocytenkernen aus überzähligen Spermatozoen in so überzeugender Weise begründet, dass ich nicht einsehe, wie man zur Zeit dagegen aufkommen kann. Noch sind die Consequenzen von RÜCKERT's Befunden für die allgemeine Zellen- und Befruchtungslehre kaum zu übersehen, und da RÜCKERT selber sich in der Hinsicht Zurückhaltung auferlegt hat, so kann auch ich es unterlassen, hier darauf einzugehen. Ich wende mich dafür zur speziellen Frage der Periblastbildung. Die Beweise für meine Auffassung des Herganges schienen mir s. Z. folgende zu sein: die anfängliche Abwesenheit eines plasmatischen Periblastes, dessen Auftreten in einen ganz bestimmten Zeitpunkt der Furchung fällt. Sodann die zu dieser Zeit zu Tage tretende einseitige Vergrösserung der dem Dotter zugekehrten Blastomeren, die gleichmässige Dicke des neugebildeten Periblasts und seine glatte Abgränzung nach Seiten der Keimhöhle hin.

Hiergegen wendet nun RÜCKERT ein[1]), es könnten die von mir beschriebenen Verhältnisse ebenso wohl auf einen Vorgang entgegengesetzter Art, d. h. auf einen Austritt von Zellen aus dem Dotter bezogen werden. Nach RÜCKERT's Zählung stimmt die Zahl der im Keim vorhandenen Kerne bis zur 7. synchron

1) RÜCKERT l. c. S. 674.

erfolgenden Theilung (128 Kerne) mit der zu erwartenden Zahl. Daraus ist zu erschliessen, dass bis dahin keine Kerne bez. keine Blastomeren aus dem Keim ausgetreten, und dass die ausserhalb des Keimes befindlichen Kerne keine Abkömmlinge der Furchungskerne sein können. Der Schluss scheint mir zwingend zu sein. Meine eigenen Beobachtungen gehen nicht auf so frühe Zeit zurück, sie setzen in der Periode ein, die der Bildung der Keimhöhle kurz vorausgeht, sie stimmen aber in ihrem thatsächlichen Inhalt mit denen von Rückert überein. Das Auftreten und die Ausweitung der Keimhöhle am hinteren Keimrand, das länger dauernde Festhaften des vorderen Randes am Dotter und das Vorhandensein von knospenähnlich dem Keimlager anhaftenden Zellen, sind Befunde, zu denen auch ich gelangt bin, und die Abbildungen Fig. 45, 50, 51 u. 52 von Rückert lassen sich meinen im Periblastaufsatz enthaltenen Figuren 9, 10, 11 u. 12 unmittelbar zur Seite stellen. Nur sind letztere bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet und geben hinsichtlich der Gebietsgränzen im Periblast Einzelnheiten, die bei Rückert fehlen. Mit sehr anerkennenswerther Unparteilichkeit führt übrigens Rückert auch solche Befunde an, die zu Gunsten der von mir vertretenen Deutung sprechen. Es findet, wie er bemerkt, zur Zeit der auftretenden Keimhöhle eine auffällige Vermehrung der im Dotter gelegenen Kerne statt, und viele dieser Kerne, im Allgemeinen diejenigen, die der Keimscheibe näher liegen, sind von feinkörnigen Höfen umgeben, im Gegensatz zu den Merocytenkernen früherer Stufen. Hierzu darf ich aussprechen, dass ich meinerseits der von Rückert gegebenen Deutung keine principiellen Bedenken entgegenzustellen habe. Sie setzt eine Bildungsweise des Periblast voraus, wie ich sie beim Forellenkeim glaube nachgewiesen zu haben. Einen Zellenaustritt aus dem Periblast nehme auch ich während späterer Phasen als weitverbreiteten Vorgang an.

Wenn ich gleichwohl an meiner früher ausgesprochenen Deutung festhalte, so bestimmen mich dazu nicht nur die entsprechenden Vorgänge in Eiern anderer meroblastischer Wirbelthiere, sondern auch das Verhalten der das Gränzgebiet bildenden Zellen. Von knospenartig sich abschnürenden Zellen erwartet man, dass sie sich an den Trennungsflächen verjüngen. Dem gegenüber finde ich starke Verbreiterungen der betreffenden Zellenabschnitte. Auch finde ich am Boden der Keimhöhle Ketten von

Blastomeren, die der Quere nach zusammenhängen, die aber gegen den Dotter hin von einem Gränzsaum eingefasst sind, ein Verhalten, das mit meiner, aber nicht mit RÜCKERT's Deutung vereinbar erscheint.

Was, wie mir scheint, der Klarheit von RÜCKERT's Darstellung Eintrag thut, das ist seine Uebertragung der Dotterbezeichnung auf die das Keimlager bildende Substanz. Es hängt dies offenbar mit RÜCKERT's Methode zusammen, die mit Boraxcarmin gefärbten Präparate bis zur reinen Kernfärbung auszuwaschen. Hierbei müssen alle Plasmastructuren sehr unscheinbar werden. RÜCKERT kennt übrigens die zwischen Keim und unorganisirtem Dotter liegende Substanz sehr wohl, er bezeichnet sie als feinkörnigen Dotter und bemerkt ausdrücklich, dass sie hinsichtlich ihrer Structur und ihrer Betheiligung an den Entwickelungsvorgängen dem Keim näher steht, als dem Dotter. Sie ist nach ihm (l. c. S. 588) das eigentliche Verbreitungsgebiet der Merocytenkerne. Auch schildert er, wie die Spermatozoenköpfe im grobkörnigen Dotter zu Grunde gehen, während sie sich im feinkörnigen weiter entwickeln, wie daher deren Weiterbildung nur erfolgt, wenn der umgebende Dotter eine der Keimscheibe verwandte Structur hat. Wenn demnach RÜCKERT die besonderen Eigenschaften der von ihm als feinkörniger Dotter bezeichneten Substanz keineswegs übersehen hat, so bringt es doch die Bezeichnung dieser Substanz als Dotter mit sich, dass deren Würdigung als lebende Substanz und die Betonung ihrer Verschiedenheit vom unorganisirten Dotter entschieden zu kurz kommen. In der ersten Arbeit vom Jahre 1885 hatte RÜCKERT das Merocytenprotoplasma ausdrücklich besprochen und theilweise abgebildet.

Bei Torpedo tritt ein syncytialer Periblast auf, wenn die Blastomeren etwa 70—80 μ Durchmesser haben, und er erreicht einen vorläufigen Abschluss, wenn deren Durchmesser auf 30—40 μ herabgegangen ist. Von da ab erscheint der syncytiale Periblast als eine flache, unter dem Blastoderm sich hinziehende und dieses um eine schmale Strecke überragende Scheibe. Vom Blastoderm ist der Periblast durch die Keimhöhle getrennt, nach der hin er sich durch eine Zona limitans glatt absetzt. Nach dem Dotter zu entbehrt er einer scharfen Einfassung, er greift mit feinen Plasmafäden in ihn über.

Nur in der allerersten Zeit der Periblastbildung bewahren

die Kerne die Grösse und die sonstigen Eigenschaften der Blastomerenkerne. Dann aber nimmt ihre Grösse und Zahl zu. Zunächst trifft man sie noch zu 2 oder 3 in je einem Plasmafeld beisammenliegend. Weiterhin begegnet man aber grösseren Kerngruppen und riesenkernartigen Bildungen.[1])

Die Vertheilung der Kerngruppen in scheibenförmigen Keimen untersucht man am besten an Flachschnitten, oder am

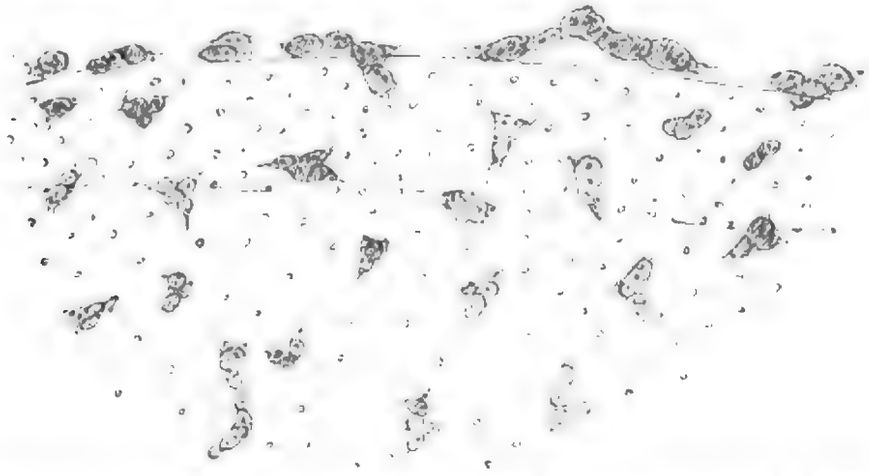


Fig. 11. Brutnester aus einem unzerschnittenen Pristiuruskeim im Flächenbild, Stufe *B*. Vergr. 150fach.

Flächenbild unzerschnittener gefärbter Keime. Von Stufe *A* ab erscheinen die Kerngruppen oder Brutnester, wie ich sie nennen

1) BALFOUR, Monograph on the development of Elasmobranch Fishes London 1878, giebt zahlreiche Abbildungen von Periblastkernen und theilt auch wichtige Beobachtungen darüber mit. In früheren Stufen bilden sie eine flach ausgebreitete Lage unterhalb der Keimhöhle und des Keimes (Tafel III Fig. 2—3). Sie liegen gruppenweise beisammen, oder sie sind durch netzförmige Linien in eine Anzahl von Feldern (Areae) getheilt. BALFOUR lässt es unentschieden, ob diese Linien wirkliche Theilungswände oder blosse Protoplasmafäden sind (l. c. S. 39). Die Kerne sind grösser als die Blastodermkerne, in ihrer Umgebung liegt nur feinkörniger Dotter und weiterhin findet man in ihrer Umgebung ein zartes Protoplasmanetz (Taf. V Fig. 11—12), von dem BALFOUR annimmt, dass es sich durch den gesammten Dotter ausbreitet (S. 52). Auch die Einlagerung feiner Körner in den Netzfäden wird hervorgehoben. Auf der Stufe *B* entstehen im Periblast (Dotter-) Zellen, die weiterhin in den Keim eintreten. Der Boden der Keimhöhle (Furchungshöhle nach B.) wird eine Zeit lang nur vom Dotter gebildet, dann aber bildet sich eine zellige Bekleidung, theils durch Zellen, die vom Rand des Blastoderms stammen, theils durch Zellen, die sich um die Periblastkerne herum angelegt haben. Die den Dotter (bez. den Periblast) nach oben hin begränzende Schicht hält B. für geronnenes Eiweiss und nicht für eine besondere Membran. Für Stufe *H* bildet er in seinem Werke (Tafel IX Fig. 8) verzweigte, spitz auslaufende Brutnester ab. Er bezeichnet sie als „Netzwerk von Kernen im Dotter". Es scheint, als ob die von ihm gesehenen Stränge zahlreiche Mitosen enthalten hätten, die Zeichnung zeigt nämlich zahlreiche dunkle Streifen und Fäden.

werde, meistens als rundlichovale Flecken von 12—25 μ, sie sind durch das gesammte unter dem Blastoderm liegende Gebiet ziemlich gleichmässig zerstreut (bei Pristiuruskeimen in gegen-

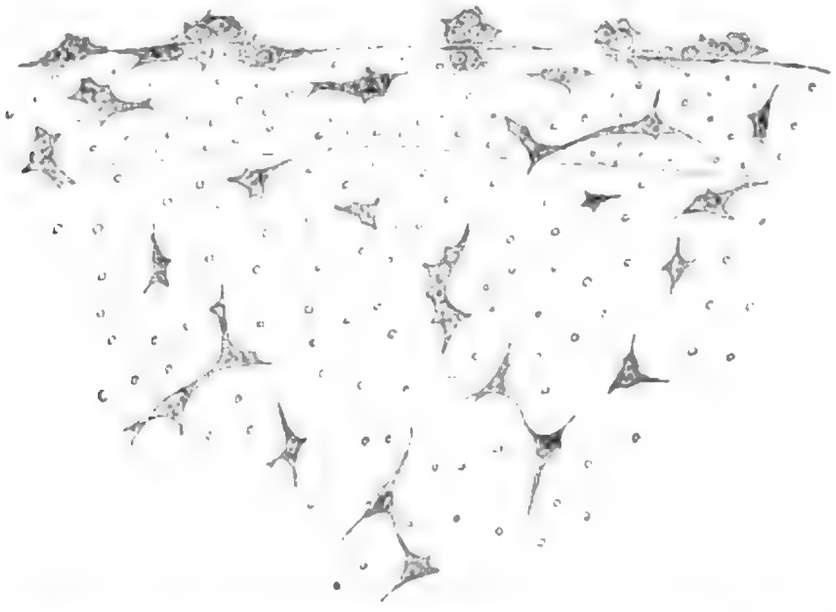


Fig. 12. Brutnester aus einem Pristiuruskeim mit Embryo von 0,7 mm, Stufe *C*. Vergr. 150fach.

seitigen Abständen von 25—50 μ). An der Peripherie treten sie zu einem Kranze zusammen, der den Rand des Blastoderms während der früheren Stufen (*A*—*C*) um weniges überragt (Fig. 11).

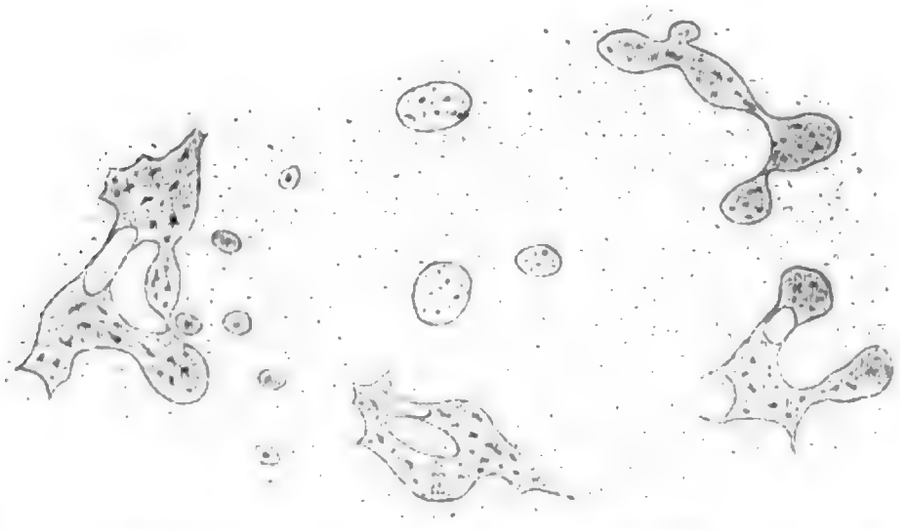


Fig. 13. Riesenkerne mit netzförmiger Verbindung. Flachschnitt von Torpedo. Stufe *B*. Vergr. 340fach.

Schon von Stufe *B* ab beginnen zwischen den rundlichen auch zackige Formen von Brutinseln aufzutreten, und während der nachfolgenden Stufen *C*, *D* u. ff. nehmen diese zackigen Formen immer mehr überhand (Fig. 12). Man findet nun zahlreiche Nester

mit auseinanderweichenden zugespitzten Fortsätzen; diese endigen frei oder sie stellen Verbindungen her zwischen benachbarten Nestern oder zwischen den verschiedenen Theilstücken eines gemeinsamen, mehr oder minder complicirt zerklüfteten Nestgebietes (Fig. 13).

Rundlich umgränzte Brutnester finden sich auch bei weiter fortgeschrittenen Keimen, vermengt mit zackigen Formen. Letztere werden zum Theil erheblich länger und schmäler. Bogenförmig angeordnete Streifen umsäumen die Peripherie des Keimes (Fig. 12). Andere Streifen laufen mehr radiär oder schräg, und in späteren Stufen finden sich geschlossene, durch das Zusammentreffen mehrerer Stücke gebildete Maschen. Manche Brutnester erinnern in ihrem Habitus an die Anlagen von Capillaren.

Innerer Bau der Periblastkerne.[1])

Der innere Aufbau der Periblastkerne wechselt in beachtenswerther Weise: es ändern sich einerseits das Verhältniss zwischen Kernplasma und Chromatin und andererseits die Vertheilung des Chromatins. Auf einige hierauf bezügliche Verhältnisse habe ich schon in meinem Aufsatz vom Jahre 1897 hingewiesen, seitdem haben sich zwar meine Erfahrungen erweitert, immerhin bedarf es noch fortgesetzter Forschung, um den vollen Einblick in die bei der Kernentwickelung ineinander greifenden Vorgänge zu gewinnen.

Fig. 14. Periblastkern, frühe Stufe von Torpedo. Thioninpräparat. Vergr. 1700fach.

Die gleich zu Beginn der Periblastbildung stark anwachsenden Kerne sind auffallend durchsichtig. Ihre Chromosomen sind als kurze Stäbchen einem an der Kernperipherie sich ausbreitenden Gerüst eingelagert. An den grossen Kernen erscheint dies Gerüst sehr fein und im Verhältniss zum durchsichtigen Kernplasma sparsam (Fig. 14), wogegen es bei kleineren Kernen relativ massig ist und aus breiteren Bälkchen sich aufbaut. Dies weist darauf hin, dass das Kernwachsthum während der früheren Phasen der Periblastentwickelung

1) Ueber einen Theil der nachfolgend besprochenen Verhältnisse habe ich am Anatomencongress in Pavia eine kurze Mittheilung gemacht und bezügliche Präparate demonstrirt.

zunächst durch eine Zunahme oder Quellung des durchsichtigen Kernplasmas erfolgt, wobei die chromatinführenden Gerüste ausgeweitet und verfeinert werden.

Die Zunahme der Chromatinbestandtheile geht etwas langsamer vor sich, aber sie erfolgt durch alle weitern Entwickelungsphasen hindurch stetig. In auffälliger Weise nehmen schon gegen das Ende der Furchungsperiode hin Zahl und Umfang der Kernkörper zu, und der Gesammtvorrath an diesen Substanzen wird von da ab immer grösser. Hand in Hand mit der Zunahme der Chromatinsubstanzen geht aber ein Wechsel in deren Vertheilung,

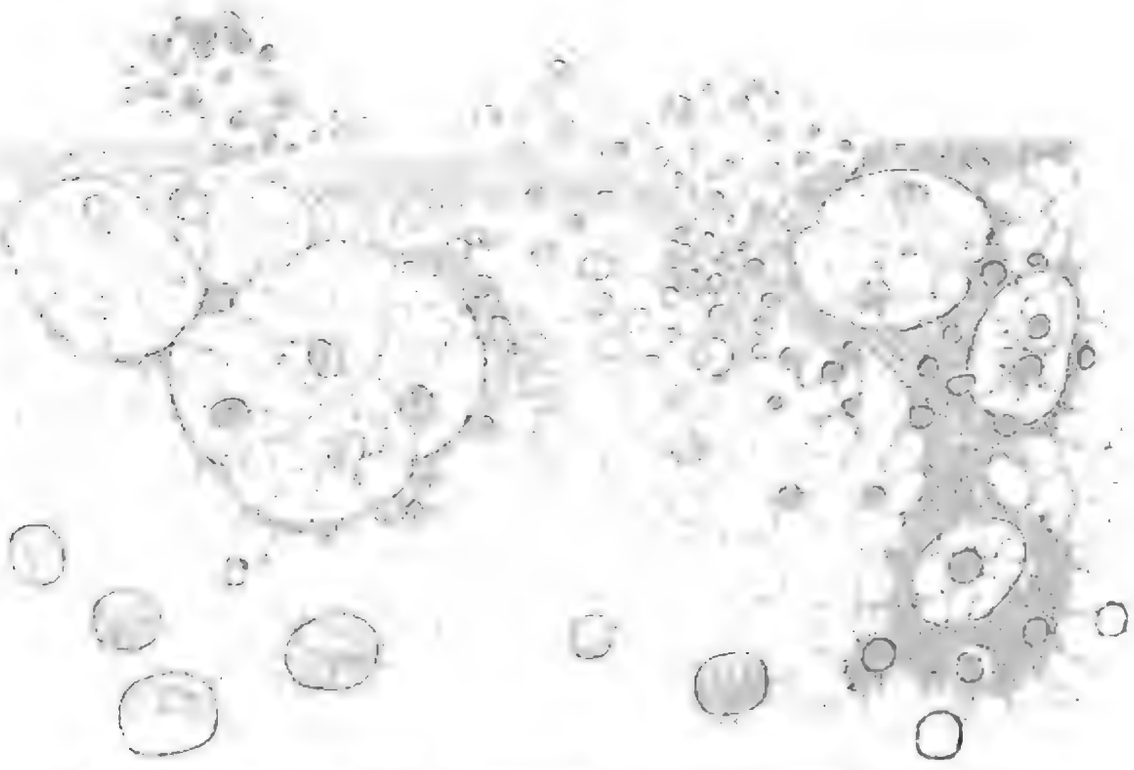


Fig. 15. Geschlossene Gruppen oder Kernconglomerate von Periblastkernen. Pristiurus, Stufe A. Vergr. 1000fach.

daher die Kerne in verschiedenen Entwickelungsphasen ein völlig verschiedenes Ansehen besitzen. Es lassen sich in der Hinsicht zwei durch Uebergangsformen vermittelte Haupttypen unterscheiden:

I. die Kerne mit centrirt angeordnetem,

II. die mit feinkörnig dissocirtem Chromatin.

Typus I. Kerne mit ausgeprägt centrirter Anordnung des chromatinführenden Gerüstes finden sich schon auf frühen Stufen der Periblastentwickelung. Zu der Zeit enthalten die meisten Kerne mehrere kleine Körner, nach denen hin die Bälkchen des

Kerngerüstes strahlig zusammenlaufen. In der Folge wachsen die Körner zu grösseren Kernkörpern an. Betrug der Durchmesser von jenen Anfangs meistens noch unter 1 μ, so begegnet man schon gegen Ende der Furchungsperiode, bei einem mittleren Durchmesser der Blastomeren von 25—30 μ in den Periblastkernen Kernkörpern von 3—4 μ, die theils in der Einzahl, theils in der Mehrzahl (bis zu 6) in einem Kern vorhanden sein können, und die auch hier wieder in den Mittelpunkten der verschiedenen Gerüststrahlungen gelegen sind. Auch in späteren Entwickelungsphasen finden sich polycentrische Periblastkerne, und als solche erscheinen manche von den einfacher oder complicirter geformten Riesenkernen. An die polycentrischen Riesenkerne sind die im Periblast sehr weit verbreiteten Kerngruppen anzuschliessen. Kerngruppen von 2 oder 3 Stück innerhalb derselben Plasmochore finden sich bald nach Beginn der Periblastbildung. So lange die zu einer Gruppe gehörigen Kerne von einander getrennt liegen, dürfen wir von offenen Kerngruppen sprechen, von geschlossenen Kerngruppen oder von Kernconglomeraten aber dann, wenn eine Anzahl von Kernen, dicht zusammengedrängt, einen Klumpen bildet (Fig. 15). Auf die genetischen Beziehungen zwischen polycentrischen Kernen und Kernconglomeraten habe ich nachher zurückzukommen.

Typus II. Die Kerne dieses Typus zeichnen sich schon bei Beobachtung mit mässigen Vergrösserungen durch ihren geringen Grad von Durchsichtigkeit und ihre mehr gleichmässige Färbung aus. Bei Beobachtung mit starken Systemen erscheinen die Kerne mit feinen Chromatinkörnchen allseitig bestäubt. Je feiner und je dichter die Körnchen sind, um so undurchsichtiger sind die Kerne und um so gleichmässiger ist ihre Färbung. Die Körnchen sind, wie sich an günstigen Stellen erkennen lässt, einem sehr zarten und engmaschigen Fadengerüst eingelagert, dessen Anordnung einer ausgeprägten Strahlung entbehrt (Fig. 16). Meistens finden sich zwischen den staubförmig vertheilten feinen Chromatinkörnchen etwas gröbere Körner oder unregelmässig umgränzte Bröckelchen, Bildungen, die man bis auf weiteres der etwas ge-

Fig. 16. Gruppe von Kernen mit dissocirtem, staubförmig vertheiltem Chromatin. Torpedo, Stufe *D*. Vergr. 1000fach. Die einzelnen Kernballen sind im Beginn der Trennung.

mischten Gesellschaft der Kernkörperchen zuweisen muss. Am meisten treten die Kernkörper in den sehr dunkel gefärbten Kernen zurück, einzelne der letzteren enthalten davon nur geringe Spuren. Das chromatinführende Fadengerüst liegt auch bei Kernen des Typus II dicht unter der Oberfläche.

Uebergangsformen zwischen den Kernen der Typen I und II finden sich in mancherlei Varianten. Ich habe solche Formen schon in meinem früheren Aufsatz beschrieben und gesucht, die verschiedenen beobachteten Formen in genetischen Zusammenhang zu einander zu bringen. Die ersten Periblastkerne zeigen eine strahlige Gerüstanordnung, später erscheinen Kerne mit fein-

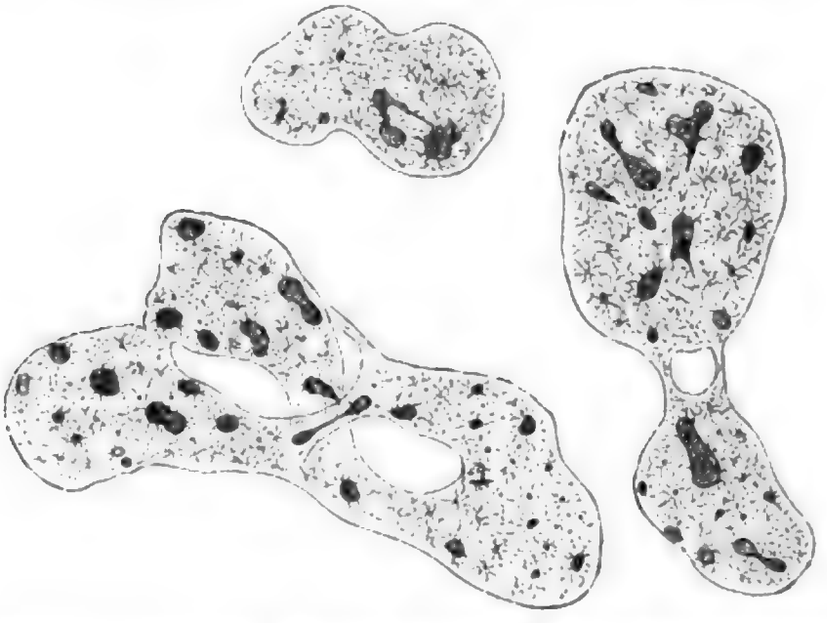


Fig. 17. Riesenkerne mit beginnender Chromatindissociation und mit zahlreichen unregelmässig gestalteten Kernkörpern. Torpedo, Stufe *A*. Vergr. 10fach.

körniger Chromatinzertheilung, dann aber bilden sich aus Kernen der letzteren Art wieder solche mit Strahlengerüst. Es ist somit eine doppelte Reihe von Uebergangsformen zu erwarten, eine in der Richtung der Dissociation und eine in der Richtung der Synthese fortschreitende Reihe. Die Dissociation der Kerngerüste leitet sich ein durch eine erhebliche Zunahme der Kernkörperchen und durch ein Verschwinden deutlicher Chromatinstäbchen. An Stelle von letzteren treten mehr oder minder feine Chromatinkörnchen. Als Dissociationsformen sehe ich alle jene Kerne an, in denen neben mehr oder minder fein zerstäubten Chromatinkörnern unregelmässig gestaltete Kernkörper vorhanden sind. Solche Formen kommen in sehr mannigfachen Varianten

vor. Wir treffen, neben den rundlichen oder etwas eckigen Formen verschiedener Grösse, vielfach eingeschnürte Kernkörper, entweder biscuitförmige mit seichter Ringfurche, oder solche mit längerem fadenförmigen Zwischenstück. Daneben finden sich aber auch mehrtheilige und sogar kranzförmige Kernkörper d. h. es kehren im Kleinen die mancherlei Gestaltungen wieder, denen wir bei den Riesenkernen begegnen (Fig. 17 u. 18). In Riesenkernen mit Einschnürungen und mit längeren Zwischenstücken pflegen die Kernkörper des Zwischenstückes gestreckt, oft auch spindelförmig gestaltet zu sein.

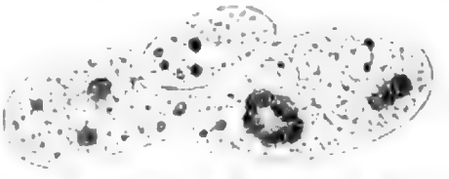


Fig. 18. Desgl. mit ringförmigen Kernkörperchen.

Mit fortschreitender Chromatindissociation ändert sich auch die Umgränzung der Periblastkerne. Solange noch stäbchenförmige Chromosomen vorhanden sind, sind sie dem Plasmagerüst eingereiht, das die Peripherie des Kernes umfasst. In der Flächenansicht heben sie sich als dunkle Striche vom durchsichtigen Innenfeld ab. Bei der kettenartigen Aneinanderreihung der Stäbchen zeigt aber der Randsaum der Kerne kein gleichmässiges Ansehen, er ist abwechselnd dunkel und breit, oder blass und schmal. Dieser Character des Randsaumes kehrt auch bei den in Regeneration begriffenen Riesenkernen wieder, ebenso treffen wir ihn bei den Kernen von Blastomeren und bei denen von jungen Protenchymzellen (Fig. 19).

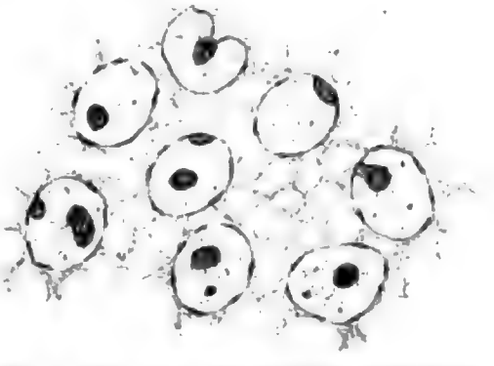


Fig. 19. Kerne von primären Protenchymzellen mit randständigen Chromosomenketten; auch die Kernkörper liegen randständig, und bei der einen Zelle zeigt sich eine bis zum Kernkörper reichende Einziehung. Torpedo, Stufe *D*. Vergr. 1000fach.

Wenn es zu einer feinkörnigen Dissociation des Chromatins gekommen ist, so tritt die Umsäumung der Kerne nur noch als eine feine blasse Linie hervor, die da und dort durch eingelagerte Körnchen verdickt erscheint. Die Linie bezeichnet den Saum des an und für sich blassen Kernplasmas, dessen Umgränzung um so unschärfer wird, je weiter die Chromatinzerstäubung fortschreitet.

Für die reconstructiven Formen von Periblastkernen von Selachiern habe ich in meinem früheren Aufsatz vom Jahre 1897

Beschreibungen und Abbildungen geliefert.[1]) Ich bin damals dahin gekommen, die nach erfolgter Dissociation des Chromatins eintretenden Veränderungen in folgender Weise zusammen zu ordnen:

1) Sonderung des chromatinführenden Plasmakörpers in eine Anzahl von kleineren Ballen,

2) Auseinanderrücken der einzelnen Ballen, wobei verbindende, von Längsstreifen durchzogene Zwischenbrücken übrig bleiben,

3) Wiederauftreten von Chromosomenstäbchen unter gleichzeitiger Aufhellung der Kerngebiete,

4) strahlige Einstellung der Chromosomen nach getrennten Mittelpunkten hin,

5) Bildung von geschlossenen Kernen, wobei im Convergenzpunkt der Chromosomen Kernkörper sich anlegen, während die Kernwand von Ketten hintereinander aufgereihter Stäbchen umsäumt wird.

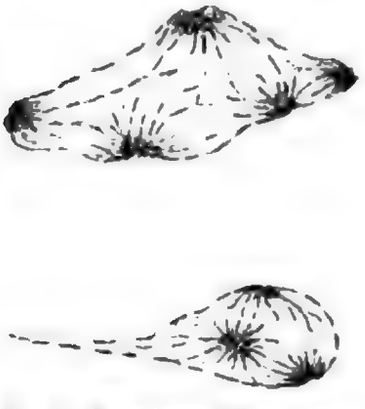


Fig. 20. Riesenkerne in Reconstruction, polycentrische Ordnung der Chromosomenstäbchen. Torpedo, Stufe *D*. Vergr. 1000fach.

Die Stufen 1 und 2 d. h. die Sonderung und das Auseinanderrücken der Kernballen gehen vor sich, während das Chromatin noch fein und gleichmässig zertheilt ist. Die zwischen den auseinanderrückenden Ballen sich ausspannenden Plasmastränge zeigen bereits fadige Streifung, enthalten aber noch Chromatinkörner eingelagert (Fig. 16). Treten dann in der Folge die stäbchenförmigen Chromosomen auf, so zeigen sich diese an den vorhandenen Plasmafäden der Länge nach aufgereiht (Fig. 20).

Der Vorgang 5 kann

zur Bildung einfacher Kerne führen oder

zu der von Riesenkernen.

Ob das Eine oder das Andere eintritt, hängt von dem Zeitpunkt ab, in dem die Wandbildung vor sich geht. Tritt diese ein, nachdem sich die Ballen des Kernplasmas von einander völlig geschieden haben, so werden auch die entstehenden Kerne von einander isolirt sein. Erfolgt dagegen die Wandbildung, bevor die Trennung der einzelnen Plasmacomplexe vollzogen ist, so

1) Ueber den Keimhof der Selachier. His und Braune, Archiv 1897 S. 48 ff. Fig. 23—30.

werden die zusammenhängenden Massen in einen gemeinsamen Complex einbezogen, es entsteht ein polycentrischer Riesenkern (Fig. 20).

Mit der Bildung eines polycentrischen Riesenkernes braucht aber der Prozess nicht abzuschliessen. Indem die Umlagerung der Chromosomen weiter fortschreitet, können die einzelnen Gebiete des Kernes sich von einander sondern, und aus dem einfachen Riesenkern eine Kerngruppe hervorgehen. Wir können den Vorgang mit der Umbildung eines Syncytiums in einen Zellenhaufen in Parallele stellen. In beiden Fällen kommt es zur nachträglichen Entwickelung von Scheidewänden zwischen Bezirken, die Anfangs nur unvollkommen von einander getrennt waren. Es handelt sich beide Male um eine Art von Nachfurchung. Vollzieht sich dieser Prozess zwischen zwei oder mehreren durch Einschnürungen von einander gesonderten Kerngebieten, so ist das Endergebniss eine offene Kerngruppe. Allein es scheint, dass secundäre Scheidewandbildungen auch innerhalb ungegliederter Riesenkerne erfolgen können, wobei polycentrische Riesenkerne zu Kerncomplexen werden. Diese Voraussetzung macht es verständlich, dass wir nicht selten Kernbildungen begegnen, bei denen es zweifelhaft ist, ob in ihnen Gruppen von dicht sich berührenden Kernen vorliegen, oder polycentrische Riesenkerne mit unvollkommener Scheidewandbildung (Fig. 15).

Ueber die angeblich amitotische Theilung der Periblastkerne.

Nach Entdeckung und genauerer Erforschung der bipolaren Mitose hat man bekanntlich bald erkannt, dass es Kernbildungen giebt, die sich den neugewonnenen Principien nicht ohne weiteres einordnen, die sich dagegen anscheinend dem ursprünglichen REMAK'schen Schema anpassen lassen. FLEMMING hat daher bei seinen grundlegenden Arbeiten über Kern- und Zellentheilung einen zweifachen Modus von Kernvermehrung angenommen, die indirecte und die directe Kerntheilung, oder mit einer später eingeführten Bezeichnung die Mitose und die Amitose.[1]) FLEMMING's Merkmale

1) Nach FLEMMING's Definition ist „die Amitose diejenige Form der Zellen- und Kerntheilung, bei der eine Spindelbildung, eine Bildung von regelmässig geformten Chromosomen und eine Umlagerung dieser letzteren in bestimmter Form- und Reihenfolge fehlt (Referat am Anatomencongress in München vom Jahre

der Amitose sind negativer Art, das Fehlen von Spindelbildung, von regelmässig geformten Chromosomen und von deren Umlagerung in bestimmter Reihenfolge. Als positives Merkmal directer Kerntheilung sehen wohl die meisten Autoren das Vorhandensein von Einschnürungen an. In dem Sinne gelten als amitotisch sich theilende Kerne die Biscuit- und Kleeblattformen, die complicirten Formen von Riesenkernen, sowie alle die Kerne, die stellenweise zu dünnen Fäden ausgezogen sind. Dahin werden somit auch die im Periblast von Selachiern und von Knochenfischen auftretenden polymorphen Kernformen gerechnet.

Völlig unvermittelt und als ein Stein des Anstosses liegt das Capitel von der Amitose mitten im wohlgeordneten Bau der modernen Zellenlehre, und wir stehen vor der Alternative: entweder die Riesenkerne und verwandten Formen als Abnormitäten und als regressive Formen zu deuten, oder anzunehmen, dass zwischen den auf Amitose bezogenen Vorgängen und der regulären Mitose kein principieller Gegensatz besteht. Ein so fundamentaler Vorgang, wie die Kern- und Zellenbildung kann unmöglich nach anderen als einheitlichen Gesetzen verlaufen.

Vermuthungsweise hat FLEMMING schon in den Jahren 1891 und 1893 ausgesprochen[1]), die Amitose möchte wohl nicht zur Neubildung normaler lebensfähiger Zellen führen, und die Riesen-

1891). In seinem Buche vom Jahre 1882 (Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung, S. 343 ff.) hatte FLEMMING als directe Kerntheilung eine „Kernzertheilung durch Einschnürung verstanden, welche zur Bildung von 2 bis mehreren Kernen in einer Zelle führt". O. HERTWIG, der dem Ausdruck „Kernzerschnürung" den Vorzug giebt, spricht sich also aus: „Im Gegensatz zu den complicirten, mit Segmentirung verbundenen Vorgängen kann sich die Kerntheilung bei einigen wenigen Zellenarten in einer scheinbar sehr einfachen Weise vollziehen, die man als Fragmentirung oder Kernzerschnürung bezeichnete. Hier kommt es nicht zur Entstehung von Spindelfasern, Kernsegmenten und Protoplasmastrahlungen. Vielmehr verläuft die Kernzerschnürung mehr in der von älteren Histologen schematisch dargestellten Weise." (O. HERTWIG, Die Zelle, Bd. 1, 1893, S. 166. Die Ueberschrift des Abschnittes lautet: „Die Kernzerschnürung [directe Kernvermehrung, Fragmentirung, Amitose, amitotische Theilung].") Die Litteratur über Amitose bis zum Jahre 1892 findet sich eingehend besprochen in dem Bericht von FLEMMING in MERKEL u. BONNET's Ergebnissen für 1893. Ferner ist hier auf die von zahlreichen Abbildungen begleitete Darstellung von HENNEGUY hinzuweisen, in dessen vortrefflichem Buche „La Cellule", Paris 1896, S. 388 ff.

1) FLEMMING im Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. S. 288 ff., im oben citirten Berichte, S. 71 u. S. 58. Aehnliche Aussprüche von PFITZER (1886) und von KLEBS (1889) sind a. a. O. besprochen.

kerne (Riesenzellen) dürften Bildungsanomalien sein. Diese vorsichtig ausgesprochene Vermuthung haben dann H. E. ZIEGLER und sein Schüler VOM RATH zur festen Behauptung umgebildet[1]), und letzterer ist sogar soweit gegangen zu behaupten, durch den Eintritt der Amitose sei jedem Kern sein Todesurtheil gesprochen. Andererseits haben vor allem belgische Forscher schon seit Jahren das Vorkommen einer Amitose bezweifelt, bez. die dafür angeführten Beobachtungen anders gedeutet (CARNOY, DEMARBAIX, VAN BAMBEKE und VAN DER STRICHT[2]), ohne bis jetzt damit allgemein durchgedrungen zu sein. Seitdem haben sich die Beobachtungen in Thier- und Pflanzenreich gemehrt, welche zeigen, dass Mitose und Amitose sich gegenseitig ablösen können, ja eine neuere in PFEFFER's Laboratorium entstandene Arbeit von AL. NATHANSON

1) H. E. ZIEGLER, Die biologische Bedeutung der amitotischen directen Kerntheilung im Thierreich 1891 biol. Centralblatt Bd. XI S. 372. H. E. ZIEGLER u. O. VOM RATH ebendas. H. E. ZIEGLER, Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbelthiere 1894. Berichte der naturf. Ges. in Freiburg i. B. Bd. VIII u. a. a. O.

2) CARNOY, La Cytodièrèse chez les Arthropodes in „la Cellule" 1885 Bd. I S. 395 ff. DEMARBAIX, Division et dégénérescence des cellules géantes etc. 1889 ebenda. Bd. V S. 25. VAN BAMBECKE und VAN DER STRICHT, Caryomitose et division directe des cellules à noyau bourgeonnant Gand 1891. u. VAN DER STRICHT et WALTEN 1895, Origine et division des noyaux bourgeonnants des cellules géantes sarcomateuses Comptes rendus vom 25. März 1895. O. v. d. STRICHT 1895, Étude anatomopathologique de la moelle osseuse dans l'anémie pernicieuse progressive. Nach meiner am Anatomentag in Pavia gemachten Mittheilung hatte HERT VAN DER STRICHT, auf seine Beobachtungen am Knochenmark sich stützend, ausgesprochen, dass die polycentrischen Riesenkerne durch eine Verschmelzung einzelner Kerne entstehen und nachträglich wieder in getrennte Kerne sich auflösen. Bei der persönlichen Besichtigung vorgelegter Präparate stellte es sich heraus, dass VAN DER STRICHT im Grunde derselben Ansicht war wie ich, und dass wir nur in der Ausdrucksweise von einander abwichen. Nach meiner Anschauung bilden sich im Selachierperiblast Riesenkerne nach vorangegangener pluripolarer Mitose dadurch, dass eine Anzahl getrennter Chromosomengruppen (chromatischer Kernanlagen) anstatt gesonderter Umgrenzungen eine einzige gemeinsame bekommen. Die Theilstücke eines so gebildeten Riesenkernes können sich durch eine Art von Nachfurchung nachträglich von einander sondern. Die Bildungen, die ich als Chromosomengruppen oder als chromatische Kernanlagen bezeichne, nennt VAN DER STRICHT kurzweg „Kerne", und so lässt er Riesenkerne durch eine Verschmelzung getrennter Kerne entstehen. Auch er nimmt die Möglichkeit der Nachfurchung von Riesenkernen an. In ihrem gemeinsamen Aufsatze sprechen VAN BAMBEKE und VAN DER STRICHT den Satz aus: „En résumé la division directe des mégacaryocytes constitue le complément de la caryomitose," und in Betreff der pluripolaren Mitose sagen sie: „La caryomitose multiple a pour but final la formation d'un noyau bourgeonnant mère, apte à se multiplier."

hat sogar dargethan, dass es bei Spirogyra gelingt, unter bestimmten Culturbedingungen experimentell die mitotische Kerntheilung durch amitotische zu verdrängen und umgekehrt, ohne dass dadurch das normale Wachsthum der Zellen gestört wird.[1]) Beide Theilungsweisen können sich physiologisch vertreten. Ich selber habe schon in meiner Arbeit über den Keimhof der Selachier und in der über Zellen und Syncytienbildung[2]) Anlass gehabt, auf diese Fragen einzugehen und die Beziehungen der sog. Amitose zur pluripolaren Mitose, zur Riesenkernbildung und zur Syncytienbildung zu besprechen. Dies sind, wie ich hervorhob, zusammengehörige Vorgänge, für deren Beurtheilung das zeitliche Ineinandergreifen der einzelnen Phasen von entscheidender Bedeutung ist. Eine Amitose im gewöhnlichen Sinne, d. h. eine Vermehrung von Kernen durch einfache Zerschnürung ohne vorangegangene Umlagerung ihrer Bestandtheile, kommt im Selachierperiblast nicht vor. Die Bildung von eingeschnürten oder von complicirt gestalteten Riesenkernen ist auf verzögert ablaufende pluripolare Mitosen zurückzuführen. Neuerdings ist auch RÜCKERT in seinem grossen Werk über die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier hinsichtlich der gegen Ende der Furchungszeit auftretenden „Kerncomplexe" für die Auffassung eingetreten, dass sie zeitlich gestörten Mitosen ihre Entstehung verdanken.[3])

Das Wort „Amitose" trägt zur Verkennung des richtigen Sachverhaltes nicht wenig bei, und früher oder später wird man es durch einen zweckmässigeren Ausdruck zu ersetzen haben. Für die Bildung von Riesenkernen habe ich das nach Analogie des Wortes „Syncytium" gebildete Wort „Syncaryose" vorgeschlagen.

Der Schwerpunkt der auf Amitose bezogenen Vorgänge fällt in die Prozesse der Chromatindissociation und der Chromosomenre-

1) Berichte der math.-phys. Classe der Kgl. sächs. Ges. d. Wissenschaften zu Leipzig, Sitzung vom 3. Juli 1899.

2) Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1897 S. 1 ff. u. Abhandl. d. math.-phys. Classe d. Kgl. sächs. Ges. d. Wissensch. Leipzig 1898 Bd. 24 S. 401 ff. Im erstgenannten Aufsatz sind auch die Arbeiten früherer Forscher, ARNOLD, DENYS, DEMARBAIX, KROMPECHNER u. A., besprochen.

3) Jena 1899 S. 653 u. f. RÜCKERT leitet „Kerncomplexe" aus einer „Abart der bipolaren Mitose" ab, bei welcher wahrscheinlich in Folge einer Functionsstörung des motorischen Theilungsapparates die Kernhälften nicht rechtzeitig von einander getrennt und nicht in die gehörige Entfernung von einander gebracht worden sind. „Ebenso wie bipolare können auch pluripolare Mitosen Kerncomplexe herbeiführen."

generation. Während bei der bipolaren Mitose jedes Chromosom der Länge nach in zwei Theile zerspalten wird, deren jeder einem der Theilkerne zugeführt wird, kommt es in den polycentrischen Periblastkernen zu einer sehr viel weiter gehenden Zerklüftung der Chromosomen. Die Stäbchen schwinden während gewisser Phasen des Umbildungsvorganges vollständig, und sie werden durch feine Körnchen ersetzt. Diese sind einem engmaschigen Fadengerüst von verwickeltem Aufbau eingelagert. Andeutungen von Strahlung pflegen noch lange darin erkennbar zu sein. Die Reorganisation von Kernen leitet sich durch die Neubildung von Chromosomstäbchen ein und durch die schärfere Ausprägung eines centrirten Gerüstes.

Es handelt sich beim Umbau der Kerne, wie man sieht, um complicirte Vorgänge, bei denen Plasmafäden vom Anfang ab eine leitende Rolle spielen. Solche Vorgänge als amitotisch zu bezeichnen, liegt keine Berechtigung vor. Eher dürfte man dabei von Hypermitose sprechen, insofern bei der erfolgenden Umbildung der Kernstructuren das plasmatische Fadenwerk viel weitergehende Leistungen vollbringt, als wir sie von der bipolaren Mitose her kennen.

Suchen wir die für die reguläre bipolare Mitose üblichen Bezeichnungen auf die Befunde an Periblastkernen zu übertragen, so werden wir im Allgemeinen die Phasen mit dissocirtem Chromatin als Prophasen zu bezeichnen haben, die mit Bildung und strahliger Richtung von Chromatinstäbchen als Anaphasen. Die Metaphase würde in jenes Stadium zu verlegen sein, in dem die dissocirten Massen in einzelne Ballen auseinandertreten. Solange an Kernen mit dissocirtem Chromatin das Plasma ein dichtes Netz mit wellig verlaufenden Fäden bildet, ist die Bezeichnung „Spirem“ anwendbar. Als Aequivalente von „Spindelfasern“ sind aber jene gestreckten Plasmafäden aufzufassen, die sich zwischen benachbarten Kernballen bei deren weiterem Auseinanderweichen ausspannen, und die den Chromosomen als Leitbahnen dienen. Tritt ein ausgiebigeres Auseinanderweichen der Kernballen nicht ein, dann spielt sich allerdings der Vorgang der Kernumbildung auf einem so engen Raum ab, dass es schwer wird, ihn in seinen Einzelheiten zu verfolgen.

Die Entstehung und das Verhalten der Riesenkerne sind meines Erachtens nur im Zusammenhange mit der allgemeinen

Zellenlehre zu verstehen. Letztere sagt uns, dass bei der Umlagerung der lebenden Substanz, wie sie bei der Furchung und bei jeglicher Zellentheilung vor sich geht, centrirte Kräftesysteme thätig sind. Die Natur dieser Kräftesysteme ist uns unbekannt, aber wir können sie behufs einfacher Darstellung auf Anziehungen und Abstossungen zurückführen, die von gegebenen Centren ausgehen. Will man den mathematischen Kräftemittelpunkten die körperlichen Centrosomen substituiren, so kann dies unter der Voraussetzung geschehen, dass damit ein anderer Ausdruck der thatsächlichen Verhältnisse, nicht aber eine Erklärung derselben geboten wird.

Die bei den Vorgängen in lebender Substanz wirksamen Kräfte sind theils anziehende, theils abstossende. Anziehende Kräfte machen sich beim Ablauf der Mitose in bekannter Weise geltend; ihre Wirkung äussert sich hierbei in den Wanderungen der Chromosomen nach den Polen. Abstossende Kräfte treten in dem Verhalten der Centren bez. der Centrosomen zu einander zu Tage. Nachdem diese sich getheilt haben, rücken sie auseinander und bestimmen als Folge ihrer Umlagerung den Umbau vorhandener Kerne und des sie umgränzenden Plasmas.

Wir haben also folgende Reihenfolge von ineinandergreifenden Vorgängen:

1) Die Spaltung vorhandener Centren.

2) Das Auseinanderweichen der Theilcentren.

3) Die bei veränderter Stellung der Theilcentren veränderte Einwirkung auf deren Umgebung, die sich einestheils in der Entstehung von Doppelstrahlungen, anderntheils in der Umlagerung des Kerngerüstes kund giebt.

4) Die Bildung getrennter Chromosomengruppen, deren Heranführung bis in die Nähe der Tochtercentren und die Construction von Tochterkernen. Daran schliesst sich als Endvorgang die Bildung trennender Zellenwandungen.

Jeder dieser Vorgänge bedarf zu seinem Ablauf einer gewissen Zeit. Das Zustandekommen regulärer Kern- und Zellentheilungen knüpft sich an das geordnete Ineinandergreifen der einzelnen Phasen des Gesammtprozesses. Die primären Vorgänge, die Theilung und das Auseinanderweichen der Centren vollziehen sich in der Regel langsam und wohl auch mit zeitweisen Ruhepausen. Unter diesen Umständen haben auch die nachfolgen-

den Umlagerungen von Plasma und von Chromosomen die Möglichkeit, ungestört zu Ende geführt zu werden. Geht nun aber die Zerspaltung der Centrosomen relativ zu rasch vor sich, so können fortgesetzt neue Centren entstehen, ohne dass die nachfolgenden Glieder des Gesammtprozesses zu ihrer Entfaltung Zeit finden. Durch die zahlreichen, auf beschränktem Raum entstehenden Centren wird die lebende Substanz in kleine und kleinste ineinandergreifende Gebiete zerlegt. Unter diesen Umständen wird die Zerstäubung und diffuse Verbreitung der Chromatinsubstanzen unschwer verständlich.

Nucleoli und Centrosomen. Bei den polycentrischen Riesenkernen des I. Typus convergiren die chromosomenhaltigen Gerüststrahlen nach den Nucleoli hin. Auch die in Reconstruction befindlichen Kernanlagen zeigen ein strahliges Zusammenlaufen der Chromosomenstäbchen mit dichter Anhäufung derselben in der Umgebung der Convergenzpunkte. Ein Theil dieser Anlagen entbehrt noch gesondert hervortretender Nucleoli und einer äusseren Umgränzung. Bei solchen findet man vielfach die innersten Chromosomen zu einem Strahlenkranz verbunden mit scharf abgesetztem hellem Innenfeld. Die Mitte des letzteren entspricht dem Convergenzpunkt der Strahlen. In diesem Innenfeld hat man der Wahrscheinlichkeit nach auch die Centrosomen zu suchen, deren gesonderter Nachweis mir bis jetzt allerdings nicht gelungen ist.

Aus obigen Beobachtungen ist zu entnehmen, dass die Nucleoli zunächst als Anhäufungen von Chromosomen sich anlegen, und dass sie gleich dem übrigen Chromatingerüst an die Oberfläche der Kerne und in unmittelbare Nähe der Centren bez. der Centrosomen zu liegen kommen. Die Centrosomen, falls sie überhaupt als selbstständige Körper vorhanden sind, müssen, soweit sich dies aus der Bildungsgeschichte der Kerne erschliessen lässt, in oberflächlich gelegenen Grübchen der Nucleoli eingebettet sein. Die Convergenz der Kernstrahlungen nach den Nucleoli hin beruht darauf, dass diese um die Centren herum entstanden sind, in deren unmittelbarer Nähe sich die Chromosomen am dichtesten angehäuft haben. Ist diese Voraussetzung richtig, so sind die eigentlichen Convergenzpunkte der Strahlen nicht die Nucleoli, sondern die von diesen umlagerten Centrosomen. Auch bei den Dissociationsvorgängen, wie sie oben beschrieben wurden, haben

wir es alsdann mit Vorgängen zu thun, die in erster Linie nicht an den Nucleoli, sondern an den Centrosomen ablaufen, und die nur secundär die Nucleolen in Mitleidenschaft ziehen.

Die Beziehungen zwischen den Periblastkernen und dem sie umgebenden Plasma. Die Geschichte der bipolaren Mitose, wie sie in so übersichtlicher Weise während des Furchungsprozesses mancher Eiformen von Wirbelthieren und von Wirbellosen verfolgbar ist, zeigt uns, dass die Kerngerüste unter dem Einfluss besonderer, von den Centren ausgehender Kräfte sich umlagern und neu ordnen. Strahlig angeordnete Plasmafäden leiten die Zertheilung des ursprünglichen Kerngerüstes ein und beherrschen die Spaltung der aus ihm hervorgehenden Chromosomen, sowie die Neuordnung derselben zu Tochterkerngerüsten. Bei allen diesen, mit so strenger Gesetzmässigkeit vor sich gehenden Umlagerungen erscheint der Kern nicht als das bestimmende Organ, sein Verhalten wird grossentheils von aussen her durch die im Plasma ablaufenden Vorgänge bestimmt. Auch sind die das Kerngebiet durchsetzenden Strahlen, die sog. Spindelstrahlen zur Zeit ihres Auftretens nur Theilstücke einer umfassenderen, auch das extranucleäre Plasma durchsetzenden Strahlensonne.[1]) Es sind die Plasmastrahlungen bei der bipolaren Mitose nicht blos als Begleiterscheinungen, sondern geradezu als Vorbedingung der Kern- und Zellentheilung aufzufassen. Bekanntlich können aber Plasmastrahlungen entstehen und wiederum vergehen. Ihr Vorhandensein entspricht jeweilen bestimmten physiologischen Vorgängen, bez. dem Auftreten und Schwinden richtender Kräfte in der lebenden Substanz. Die Existenz von Centrosomen bedingt an und für sich noch keine Strahlung. Centrosomen können während geraumer Zeit als anscheinend indifferente Gebilde lebender Substanz eingelagert sein, bis sie dann mit einem Male zum Mittelpunkte kinetischer Vorgänge werden.

Wie gestalten sich nun diese Verhältnisse im Syncytium des Periblastes? Da wo sich die lebende Substanz in Zellen gesondert hat, da umgränzt naturgemäss jede einzelne Zelle das Gebiet der in ihr auftretenden Strahlungen. Niemals sehen wir Strahlungen aus einer geschlossenen Zelle in eine Nachbarzelle

1) Eine secundäre Differenzirung der Spindelstrahlen von den extranucleären Strahlen bleibt nicht ausgeschlossen.

übergreifen. In Syncytien finden wir dagegen während bestimmter Entwickelungsperioden ein mannigfaches Ineinandergreifen verschiedener Strahlengebiete und damit in Zusammenhang die Bildung pluripolarer Kernspindeln. Ich brauche hier nur an die anderwärts besprochenen Verhältnisse im Periblast von Salmonidenkeimen zu erinnern. Gerade im Salmonidenperiblast schwinden aber die Strahlungen verhältnissmässig früh, und indem auch die Blastomerengränzen sich verwischen, nimmt das Protoplasma vorübergehend einen dichtgefügten isotypen Character an. Später wird das Plasmagerüst wieder lockerer und von kleineren und grösseren Vacuolen durchsetzt. Bei den von mir untersuchten Selachiern verliert es die Beschaffenheit eines zarten Maschenwerkes zu keiner Zeit. Anhäufungen von körnerarmem Morphoplasma bilden Anfangs getrennte, die Kerne einschliessende Inseln; dann treten unter der Oberfläche der Keimhöhle grössere zusammenhängende Platten auf. Diese nehmen mehr und mehr den Character von durchbrochenen Gerüsten an, und in Gerüstform begegnen wir dem Plasma schliesslich in den Zellen, die aus dem Periblast in die Keimhöhle übertreten.

Die Ausbildung der Strahlungen giebt ein Maass für die Intensität und die Dauer der in der lebenden Substanz wirksamen richtenden Kräfte. Wenn das Plasma zeitweise keine Strahlungen zeigt, so besagt dies, dass in der Hinsicht gewisse Ruhepausen eintreten können. Solange diese währen, scheinen auch die Kerne nur langsam sich umzubilden, sie vergrössern sich, und speciell ihre Kernkörper werden umfangreicher, das Kernplasma klärt sich dabei auf. Als ein Zeichen neuen Lebens erscheint die Chromatindissociation der Kerne, und wenn diese Platz greift, treten auch im Plasma wieder mehr oder minder ausgeprägte Strahlungen auf. Am besten verfolgt man diese an Flachschnitten, und ich gebe als Beispiel einen Flachschnitt durch den vom Periblast gebildeten Darmboden eines Pristiurusembryos von Stufe *C* (Fig. 21).

Die Entwickelung der Periblastkerne geht Hand in Hand mit einer Vermehrung der Chromatinsubstanzen. Dies ist so auffällig, dass man versucht ist, in der Schaffung grosser Chromatinvorräthe die eigentliche physiologische Bedeutung der Periblastbildung zu sehen. Was wir von der Chemie des Dotters wissen, lässt keinen Zweifel darüber, dass das Rohmaterial für die Chromosomenbildung durch Lösung der Dotterkörner geschaffen

wird. Diese enthalten die für die Bildung der Nucleinsäure erforderlichen phosphorhaltigen Verbindungen. Die oberflächliche Lagerung der Kerngerüste weist ihrerseits darauf hin, dass der Ort neuer Chromatinausscheidung in das Gränzgebiet zwischen Cytoplasma und Karyoplasma fällt. Dagegen ist es schwer, auf rein morphologischem Wege zu bestimmen, während welchen Phasen des Kernlebens die Chromatinzunahme vor sich geht. Unstreitig

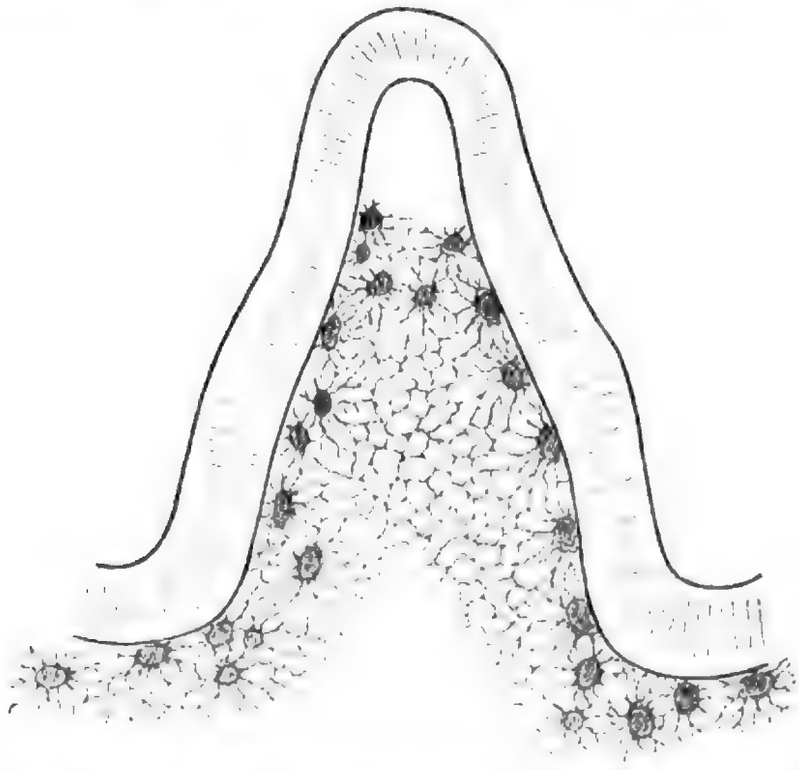


Fig 21. Flachschnitt durch einen Pristiurusembryo von Stufe C. Man sieht den vom Periblast gebildeten Boden des Pristiurusdarmes mit ausgeprägten Plasmastrahlungen. Vergr. 170fach.

findet während der Ruhephasen ein stätiges Wachsthum der Kernkörper statt. Andererseits ist zu erwarten, dass die Dissociationsphasen, die zu einer möglichst weitgehenden Vermengung von Plasma und von Chromatin führen, für die Ausscheidung neuer Substanz am günstigsten sein werden. Vermuthlich ist der Vorgang der Chromatinbildung ein complicirter, und er zerfällt in Vorstufen und Endstufen, die nach Ort und Dauer von einander unterschieden sind.

Ueber das Verhältniss des Periblasts zu den Schichten des Blastoderms.

Unter der gemeinsamen Bezeichnung Hypoblast lassen sich alle Theile des Keimes zusammenfassen, die, mögen sie gegliedert oder ungegliedert sein, unterhalb des epithelial gesonderten Ecto-

derms liegen. Es fallen demnach unter den allgemeinen Begriff des Hypoblastes: der Periblast, das Endoderm und das Mesoderm. Die gemeinsame Bezeichnung ist deshalb erforderlich, weil die Gränzen zwischen den Theilschichten stellenweise unsicher sind, und die Zugehörigkeit einzelner Zellencomplexe zu einer oder der anderen derselben discutirbar ist. Für die vom Periblast gesonderten, im Uebrigen noch undifferenzirten Zellencomplexe des Hypoblast lässt sich am zweckmässigsten die herkömmlichste Bezeichnung „Endoblast" beibehalten, und ich übernehme auch gern RÜCKERT's Unterscheidung eines „Darmendoblast" und „Dotterendoblast". Ersterer umfasst die noch ungeschiedenen Anlagen von Endoderm (Darmendoderm) und embryonalem Mesoblast, letzterer, sowie ich ihn auffasse, diejenigen des ausserembryonalen Mesoderms, bestehend aus Mesenchym- und Gefässanlagen und aus der Anlage des Dottersackepithels. Bei Annahme dieser Bezeichnungen bekommen wir folgende Gliederung:

Hypoblast = Endoblast nebst Periblast.
Endoblast = Darmendoblast und Dotterendoblast.
Darmendoblast = embryonaler Mesoblast und Darmendoderm.
Dotterendoblast = ausserembryonales Mesenchym nebst dem Gefässkeim und dem Dottersackepithel.

Das Mesoderm im REMAK'schen Sinn, als Gesammtheit aller zwischen Ectoderm und Endoderm liegenden Theile, zerfällt in einen embryonalen Theil, den Mesoblast und in einen ausserembryonalen, letzterer in das ausserembryonale Mesenchym und in den Angioblast oder Gefässkeim.

Der Periblast bildet die unterste und stellenweise die einzige Schicht des Hypoblast, er stösst an den Dotter an und ist unscharf von ihm abgegränzt. Nach oben hin besitzt er nur vorübergehend eine scharfe Umgränzung. Aus seinem Syncytium lösen sich, wie nachher gezeigt werden soll, Zellen ab, die sich zu selbständigen Gewebsschichten sammeln und früher oder später dem Blastoderm beigesellen. Die Schwächuug, die der Periblast in seinen oberen Schichten durch Abgabe von Zellen erfährt, wird dadurch wieder ausgeglichen, dass die in ihm zurückbleibenden Kerne und Plasmamassen sich vergrössern und vermehren. Die Beziehungen der verschiedenen Schichten des Hypoblast zu einander wechseln nach Ort und nach Zeit. Ihre Besprechung erfolgt daher am besten stufenweise.

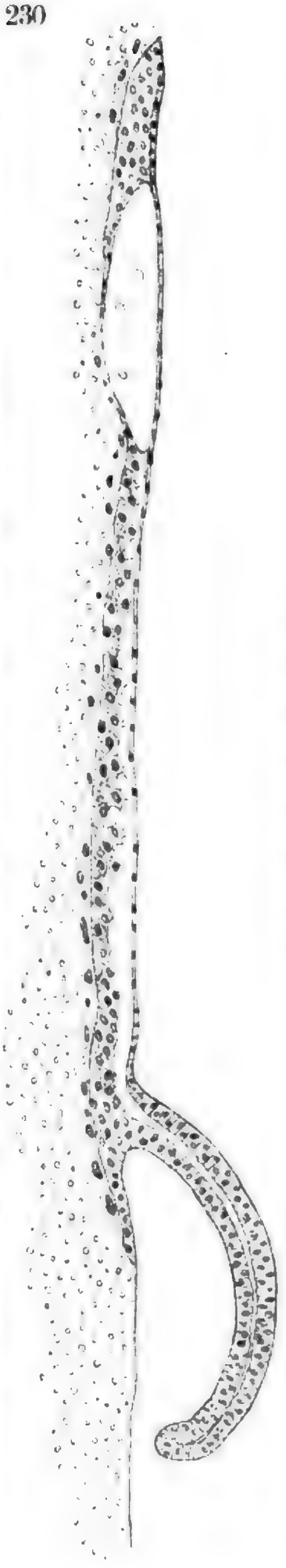


Fig. 22. Mittelschnitt durch die Keimscheibe von Torpedo. Stufe *B* Anfang. Vergr. 100fach. Das vordere Ende zeigt die Balfour'sche Höhle, das embryonale Ende ist faltenartig emporgewölbt und zeigt an seinem caudalen Ende den Uebergang des Ectoblasts in den Darmendoblast. Letzterer setzt sich nach vorn in den lockern Dotterendoblast fort.

Die Embryobildung leitet sich bei Selachiern damit ein, dass sich der Rand des Blastoderms mit seinem hintern Umfang emporwölbt und lippenartig umschlägt (Fig. 22 u. 23). Dadurch bekommt der Blastodermrand eine freie untere Fläche, die durch eine einspringende Furche von der Unterlage geschieden wird. Es ist diese Furche die erste Anlage einer Darmrinne. Am freien Rand der Blastodermlippe biegt die epithelial gefügte obere Schicht, das Ectoderm in die untere Zellenplatte, den Darmendoblast um. Der befestigte Rand des letzteren legt sich mit dorsalwärts convexer Ausbiegung dem Periblast an, mit dem er anscheinend verschmilzt. Von dem Zeitpunkt ab, wo der Embryo Schleifenform angenommen hat und bei der Ansicht von oben eine von zwei Rückenwülsten eingefasste Rückenrinne zeigt (Stufe *B*), erfährt in dessen Bereich die Darmrinne eine bilaterale Vertiefung. Die beiden unter den

Fig. 23. Sagittalschnitt aus derselben Keimscheibe, weiter lateralwärts. Die Falte des Embryonaltheiles ist kurz und steil aufgerichtet, die primäre Darmrinne daher nach oben hin kaum bedeckt.

Rückenwülsten sich bildenden Seitenrinnen gehen an ihrem rostralen Ende bogenförmig in einander über, ihre caudalen Enden biegen seitwärts um und setzen sich in die beiden Rinnen fort, die unter den seitlichen Strecken des Darmendoblast gelegen sind. Auf Stufe *B* besteht bekanntlich noch keine axiale Verbindung zwischen Ectoderm und Endoblast. Dagegen beginnt in dieser Zeit die Ab-

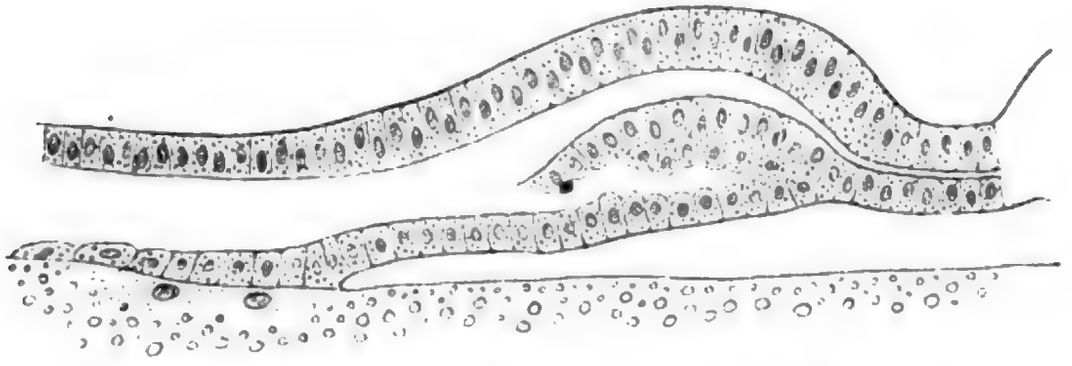


Fig. 24. Ablösung des axialen Mesoblasts. Scyllium, Stufe *B* Vergr. 175fach.

spaltung des Mesoblast vom Endoderm. Sie beginnt längs der gegen die Keimhöhle vorgewölbten Darmleisten, d. h. längs der dorsalwärts convexen Ausbiegungen, die der Endoblast über den beiden paraxialen Darmrinnen macht, und sie greift von da aus in das anstossende Randgebiet des Blastoderms über. So entsteht das, was C. RABL gastralen und peristomalen Mesoblast genannt hat. Beide

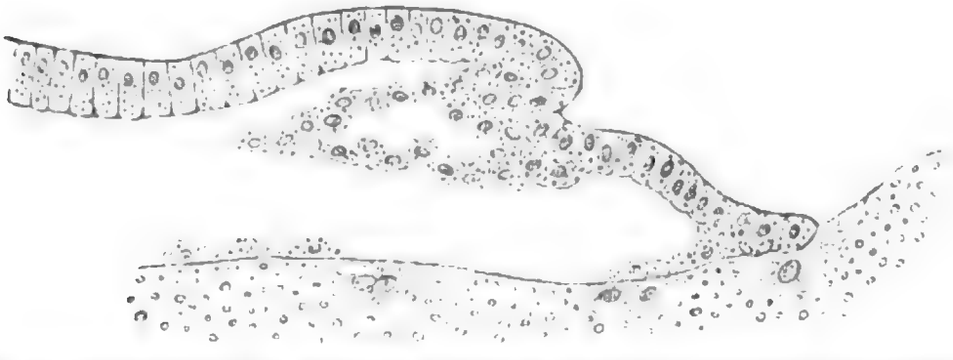


Fig. 25. Vom gleichen Keime. Randtheil. Bildung des peripherischen (peristomalen) Mesoblasts.

Abtheilungen gehen in einander über und erscheinen von Anfang ab als schmale bandartige Zellenplatten (Fig. 24 u. Fig. 25). Die Mesoblastbildung erfolgt demnach, wie dies seit den grundlegenden Arbeiten von BALFOUR feststeht, bilateral, und sie beschränkt sich jederseits auf einen ganz bestimmt umgränzten, innerhalb des Embryonalgebietes liegenden Bezirk des Keimes.

Districteintheilung des Keimes. Nachdem sich der Embryo angelegt hat, d. h. von Stufe B ab, lassen sich am Keim ein embryonaler und ein ausserembryonaler Bezirk unterscheiden. Letzteren fasse ich unter der Bezeichnung Aussenhof zusammen. Zum embryonalen Bezirke gehören ausser der Embryonalanlage im engern Sinn ein hinterer und ein seitlicher Randbezirk, die durch das Vorhandensein eines Darmendoblast characterisirt sind. Das Verhältniss der unterschiedenen Bezirke zu einander ändert sich von Stufe *B* bis *F* sehr erheblich. Während der Leib des Embryo länger wird, wird der embryonale Randbezirk stetig kürzer und er gestaltet sich schliesslich zu einer die Blastodermscheibe caudalwärts überragenden Vorwölbung, zum sogenannten „Caudallappen" BALFOUR's. Mit der Verwachsung der beiderseitigen Caudallappen vollendet sich der Axialschluss des Körpers.

Nach absolutem Maass gemessen, entspricht die Längenzunahme des Embryo der Verkürzung der embryonalen Randbezirke, d. h. die Summe der Längenwerthe bleibt von *B* bis *F*, im Bereich der möglichen Fehlergränzen dieselben. Ich belege diesen Satz durch die nachfolgende Tabelle, deren Maasse den Prismenzeichnungen von eingekitteten Pristiurus-Keimen entnommen sind.[1]) Die Messung des embryonalen Randbezirkes ist dadurch möglich, dass sich im Flächenbild unverletzter Keime der einen Darmendoblast besitzende embryonale Randtheil vom ausserembryonalen durch seine stärkere Färbung und grössere Undurchsichtigkeit abhebt. Auch treten die nachher zu besprechenden Brutnester nur im Aussenhof bis zum Blastodermrand hinan (Fig. 26).

(Siehe Zusammenstellung nächste Seite.)

Bei der zunehmenden Verkürzung der embryonalen Randbezirke rückt der ausserembryonale Randtheil, der Anfangs nur die vordere Keimhälfte eingefasst hatte, weiter nach rückwärts.

1) Die Länge des Embryo wurde vom vorderen Ende bis zum Randeinschnitt gemessen, die Länge des embryonalen Randbezirkes von der Mitte des Randeinschnittes bis zu einem der beiden spitz auslaufenden Enden des embryonalen Randbezirkes. Der Winkel des Auslaufens ist bei jüngeren Keimen (*B*—*C*) kleiner, als bei den nachfolgenden Stufen (*D* u. *E*). Die scharfe Gränzbestimmung ist daher bei letzteren leichter als bei ersteren. Als Controlle der richtigen Bestimmung kann einestheils das Verhalten der im Aussenhofe gelegenen Brutnester benutzt werden, anderntheils die Betrachtung zweifelhafter Stellen bei 2—300facher Vergrösserung.

Präparaten-bezeichnung.	Stufe.	Länge des axialen Embryo. A.	Embryon. Randbez. R.	A + R.
M I 1	B	0,45 mm	2,0 mm	2,45 mm
„ I 2	„	0,5	1,9	2,4
„ I 3	„	0,6	1,8	2,4
„ I 4	„	0,7	1,8	2,5
„ II 1	C	0,8	1,6	2,4
Nr. 3924	„	1,0	1,6	2,6
M I 5	„	1,0	1,4	2,4
Nr. 3926	„	1,1	1,3	2,4
M I 6	„	1,2	1,2	2,4
Nr. 3928	„	1,3	1,1	2,4
M I 8	D	1,4	1,0	2,4
Nr. 3929	„	1,4	1,1	2,5
M II 2	„	1,5	0,85	2,35
Nr. 3933	„	1,55	1,0	2,55
M II 3	„	1,6	0,8	2,4
„ I 9	E	1,8	0,6	2,4
„ II 4	„	1,9	0,6	2,5
„ II 5	„	2,1	0,5	2,6
„ II 7	„	2,15	0,5	2,65
„ III 5	F	2,5	—	2,5
Mittelwerthe aus obiger Tabelle.	B	**0,55**	**1,87**	**2,42**
	C	**1,07**	**1,37**	**2,44**
	D	**1,49**	**0,95**	**2,44**
	E	**1,99**	**0,55**	**2,54**

Er gelangt zunächst in die Strecken seitlich vom Embryo, dann an den hinteren Keimrand und endlich nimmt er nach vollendetem Axialschluss des Embryo die gesammte Peripherie des Keimes ein und wird eine Zeitlang vom caudalen Ende des Embryo überragt.

Es bedarf wohl kaum eines besonderen Hinweises darauf, dass die Verdrängung des embryonalen Randbezirkes durch den ausserembryonalen und seine allmählig erfolgende Aufnahme in den Embryonalleib nur bei bilateraler Verwachsung des letzteren verständlich sind. So nahe es indessen liegen mag, hier auf die Verwachsungslehre einzugehen und deren so handgreifliche Begründung wieder aufzunehmen, so werde ich mich dessen doch enthalten, um mich vom Hauptgegenstand der Arbeit nicht zu weit zu entfernen.

Der embryonale Mesoblast bildet sich nur soweit, als der Darmendoblast reicht. Während der Stufen *B* und *C* trifft ein Theil der durch den Embryo geführten Schnitte den embryonalen Mesoblast jederseits zweimal, einmal neben der Axe, einmal im Randtheil. Dazwischen liegt ein mesoblastfreies Zwischenfeld. Erst bei der Annäherung an den hinteren Keimrand treffen die Querschnitte das Uebergangsgebiet des paraxialen in den Randmesoblast. Bei weiter vorgerückten Embryonen von den Stufen *D* und *E* zeigen Querschnitte, abgesehen vom allerhintersten Ende, keinen embryonalen Randmesoblast mehr. Seine Stelle wird jetzt von Mesenchymgewebe und Gefässanlagen, d. h. von Gebilden des ausserembryonalen Gebietes eingenommen.

Die Contactränder des Blastoderms mit dem Periblast.

Durch das gegen Ende der Furchungsperiode erfolgende Auftreten der Keimhöhle rücken Blastoderm und Periblast auseinander, und sie bleiben von da ab nur noch längs ihrer Peripherie verbunden. Die äussersten Zellen des Blastoderms haften am umgebenden Plasmaring des Periblast, dem sogenannten Keimwall. Solange der Keim noch flach ist, folgt der Contactsaum seiner äussersten Peripherie. Wenn dann aber mit Beginn der Gastrulation der embryonale Randtheil des Blastoderms sich umschlägt, so kommt die Contactlinie unter den überhängenden Darmendoblast zu liegen. Der Rand des letzteren setzt sich nunmehr mit mehr oder minder steiler Biegung und unter gleichzeitiger Verbreiterung dem Periblast auf. Wir können nunmehr von einem **Fussstück des Darmendoblast** reden.

Wenn während der Stufen *A* und *B* die Embryonalanlage Hufeisenform gewinnt, so wird auch der Contactrand am Darmendoblast und Periblast zu einer hufeisenförmigen, oder richtiger zu einer schleifenförmigen Linie. Er umfasst die Lichtung des Kopfdarmes vorn und an den Seiten und biegt am hinteren Keimrand in die beiderseitige Peripherie um. Es entspricht dieses Verhalten dem schon von RÜCKERT, von RABL und von HANS VIRCHOW betonten Befund, wonach der Boden des embryonalen Darmraumes Anfangs keine Periblastbestandtheile enthält. Der Darmraum ist eben caudalwärts offen, sein Boden ist extragerminales Gebiet und muss sich, ehe ein ventraler Darmschluss erfolgt

ist, wie solches verhalten (Fig. 26).[1]) Die Ueberwölbung des extragerminalen Dotters durch den Darmendoblast lässt sich bei Torpedo an Medianschnitten noch während geraumer Zeit verfolgen. Je länger der Embryo auswächst, um so länger wird auch das von ihm überwölbte Dottergebiet. Vom Ende der Stufe *A* bis Ende der Stufe *D* verlängert es sich bei Torpedo von 0,3 bis zu 1,3 mm, während in derselben Periode die Länge des unter der Kopffalte liegenden Contactsaums nach rückwärts nur um weniges zunimmt. Die Ueberlagerung des unter dem Darm liegenden Dotters durch Periblastgewebe erfolgt von den beiden Seiten her, und dieser provisorische Darmschluss rückt von vorn nach rück-

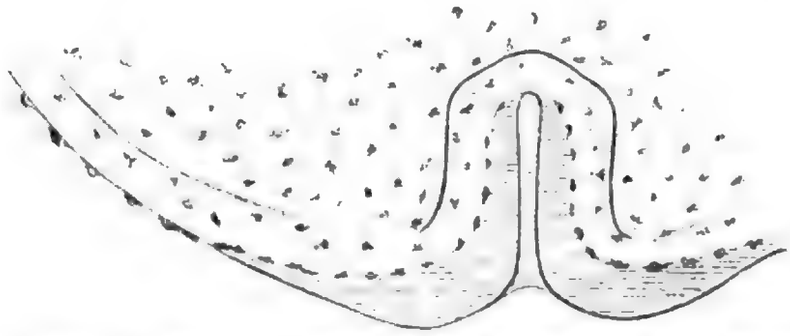


Fig. 26. Pristiurus-Embryo im Flächenbild, Ende von Stufe *B*. Vergr. 30fach. Die Brutnester des Periblast erscheinen als dunkle Flecke, sie fassen als fortlaufende Kette das vom Darmendoblast überwölbte Dottergebiet ein, das an der Zeichnung quer schraffirt ist.

wärts vor. Hinsichtlich der Schnelligkeit des Fortschreitens scheinen individuelle Schwankungen vorzukommen.

Die verschiedenen Eigenthümlichkeiten der Contactstelle zwischen Darmendoblast und Periblast sind schon von BALFOUR beachtet und abgebildet worden (l. c. Taf. IV. Fig. 7). Seine Zeichnung zeigt bei Stufe *B* das steile Aufstützen des Darmendoblastes auf den Periblast, die auf dem Durchschnitt dreieckige Verbreiterung seines Fussstückes, die Auflockerung seiner Zellen, und im anstossenden Periblast die reichlichere Anhäufung von Kernen. Entsprechende Eigenthümlichkeiten kehren im gesammten Contactgebiete zwischen Darmendoblast und Periblast wieder, wenn auch nach Ort und Zeit etwas wechselnd. Oertlich lassen sich aus einander halten:

1) „The alimentary canal at the commencement of this period (stage *B*) forms a space between the embryo and the yolk, ending blindly in front, but opening posteriorly by a widish slit-like aperture, which corresponds to the anus of Rusconi." (BALFOUR l. c. S. 87 u. Taf. IV. 7.).

1) Das unter der Kopffalte liegende, den Darm nach vorn abschliessende Endstück der Contactschleife, das „Schleifenstück", wie man es der Kürze halber nennen kann.
2) Der Seitenrand des embryonalen Darmes.
3) Die embryonalen Randbezirke und
4) der Rand des präembryonalen Aussenhofes.

Als Ausgangspunkt der Beschreibung wähle ich das Schleifenstück der Stufen *A*, *B* und *C* und verweise auf die Figg. 27a, 28 und

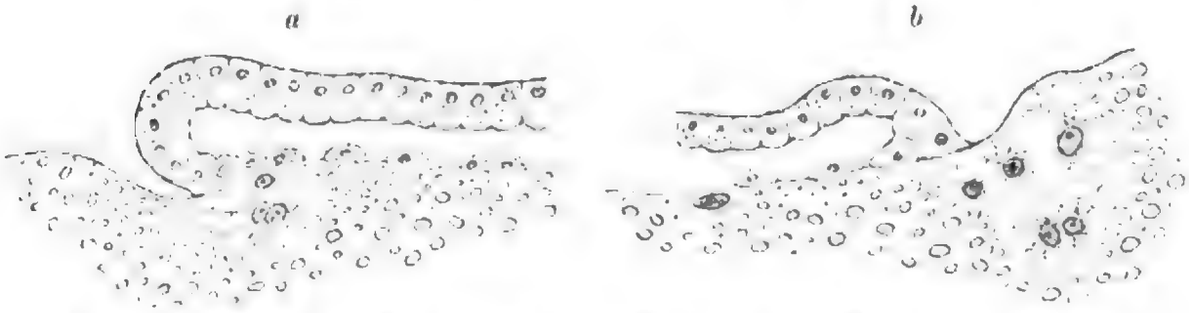


Fig. 27 *a* u. *b*. Die beiden Endstücke eines Sagittalschnittes durch einen Pristiurusembryo von Stufe *A*. Vergr. 175fach. *a* durch das embryonale, *b* durch das vordere Ende. Bei *a* ist der Darmendoblast noch sehr kurz und schliesst sich nach einwärts an einige dem Dotterendoblast zugehörige Zellen an.

29, die dieses, in den Figg. 27a und 28 von sagittal geschnittenen Pristiurus-, in Fig. 29 von einem Topedokeim darstellt. Das Fuss-

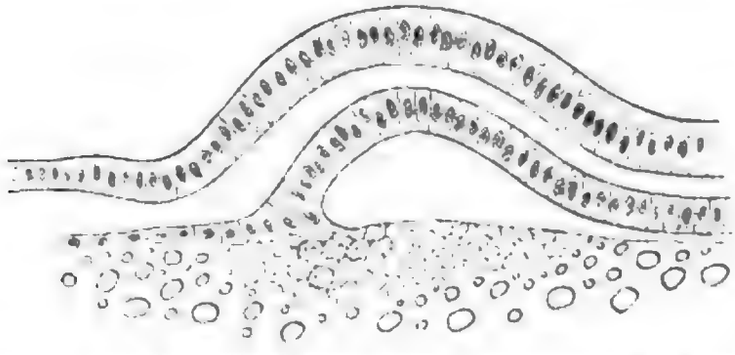


Fig. 28. Sagittalschnitt durch das rostrale Kopfende eines Pristiurusembryos von Stufe *B*. Das Fussstück des Darmendoblasts ruht auf einem Periblastwulst; caudalwärts überragt der Darmendoblast frei den Dotter. Vergr. 175fach.

stück des Darmendoblast läuft in zwei zugeschärfte Säume aus, von denen der äussere durchweg den Character einer scharf umgränzten Epithelschicht trägt und aus gegenseitig sich berührenden Zellen besteht. Der innere Saum des Fussstückes löst sich bei Fig. 27a bis 29 in getrennt liegende Zellen auf, und er geht in eine lockere Schicht über, für die ich RÜCKERT's Bezeichnung „Dotterendoblast" beibehalte. Unter dem Fussstück und nach auswärts dasselbe überragend, findet sich ein ziemlich mächtiges, kernhaltiges Periblastlager.

Aehnliche Verhältnisse, wenn auch mit quantitativen Unterschieden zeigt der Contactrand des Darmendoblastes, soweit er dem Periblast unmittelbar aufruht, d. h. längs der Seitenränder der Darmlichtung und der Peripherie des hinteren Keimscheiben-

Fig. 29. Aehnlicher Schnitt durch einen Torpedokeim von Stufe *C*. Das vordere Ende des Darmendoblasts lockert sich auf und geht in den Dotterendoblast über. Das hintere Ende läuft zugeschärft aus. Vergr. 175fach.

abschnittes. Allenthalben schneidet das Epithel nach auswärts (d. h. beim Darm gegen die Lichtung hin) bestimmt ab, während es nach der Keimhöhle hin sich zuschärft und früher oder später als geschlossene Schicht aufhört. In der Verlängerung dieses zugeschärften Saumes kann der Periblast nackt bleiben oder es

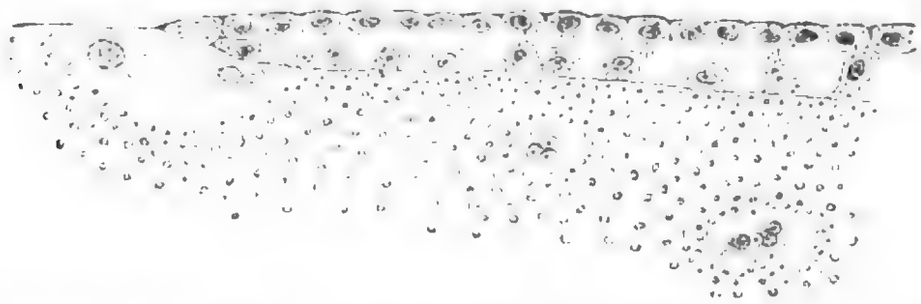


Fig. 30. Querschnitt von einem Pristiurusкeim, Stufe *B*. Seitentheil des Vorderrandes mit flach auslaufendem Ectoblast. Vergr. 175fach

können ihm noch einzelne Zellen aufliegen. Eine geschlossene Epithelbekleidung besitzt der Boden der Keimhöhle, während früher Stufen noch nicht. Im Aussenhof des Keimes erreicht das Blastoderm mit mehr oder minder flacher Ausbreitung den Keimwall des Periblast und schmiegt sich ihm glatt an (Fig. 30).

Der Randabschnitt der ausserembryonalen Keimhöhle ist von früh ab an Zellen verhältnissmässig reich. Diese, in ihrer Gesammtheit zum Dotterendoblast gehörig, stehen in grösseren oder geringeren Abständen von einander, entsenden Ausläufer, durch die sie unter einander in Verbindung treten und lassen engere oder weitere Maschenräume zwischen sich frei. Die beste Uebersicht über ihr Verhalten gewähren Flachschnitte junger Entwickelungsstufen

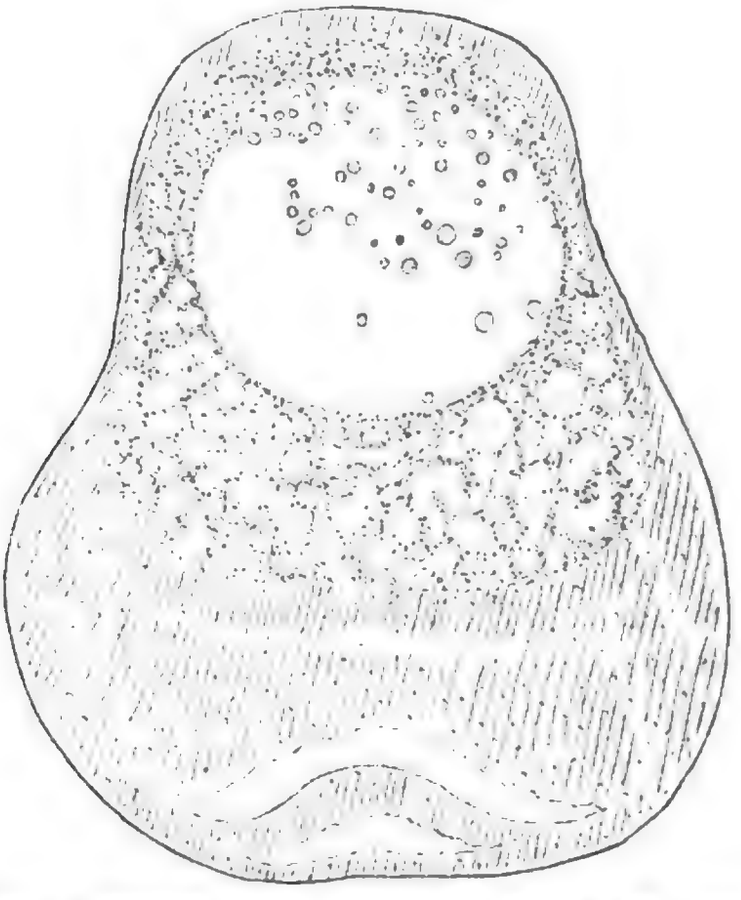


Fig. 31 Flachschnitt durch einen Torpedokeim von Stufe *A*. Vergr. 30fach. Die obere Hälfte der Figur zeigt das Gerüst des Dotterendoblasts und die noch sehr weite Balfour'sche Höhle. In der letztern liegen zahlreiche Megasphären. Unten ist die faltenartig hervortretende Embryonalanlage gestreift.

(*A* u. *B*). Figur 31 zeigt das Zellengerüst der Keimhöhle aus einem Torpedokeim der Stufe *A* bei schwacher Vergrösserung, und in Figur 32 sind einige Zellen dieses Gerüstes stärker vergrössert gezeichnet. Die Zellen sind bei diesem Präparate noch ziemlich gross, sie enthalten Dotterkörner, und der den Kern umgebende Körper ist bei den meisten rundlich ausgebaucht. Manche von ihnen enthalten Mitosen (Fig. 33). Im Uebrigen laufen sie in schmale blattartige Ausläufer aus, durch die sie mit ihren Nachbarn anastomosiren.

Das Ausgangsgebiet dieser Zellen ist der Boden der Keimhöhle, aber gerade in der Zeit ihres ersten Erscheinens sieht man

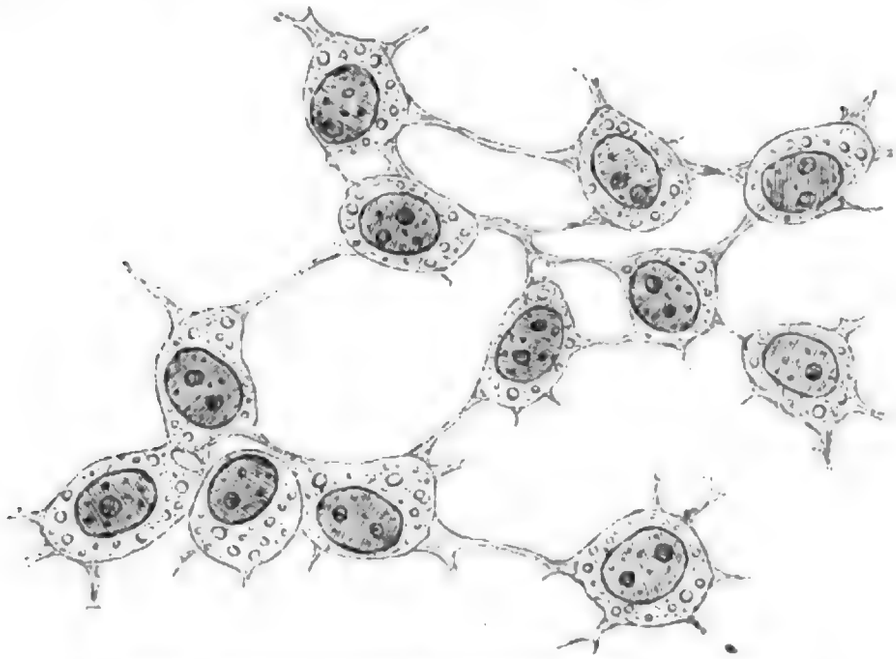


Fig. 32. Protenchymzellen aus demselben Präparat. Vergr. 1000fach.

sie bis zur Decke des Raumes heran treten. Vielfach trifft man Zellen, die am Boden fest haftend, mit Ausläufern in die Keim-

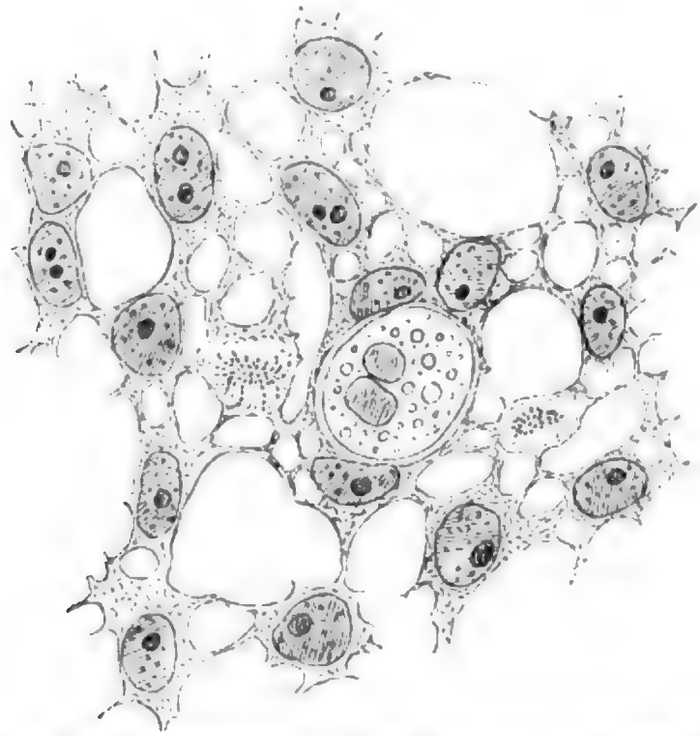


Fig. 33. Protenchymgerüst mit Mitosen und mit Dottereinschlüssen. Vergr. 1000fach.

höhle senkrecht hineinragen, andere Zellen breiten sich mit getheilten Fortsätzen an der unteren Fläche des Ectoderms aus

(Fig. 34). Das Aussehen des gesammten Zellengerüstes ist ein mesenchymähnliches. Aus nachher zu entwickelnden Gründen

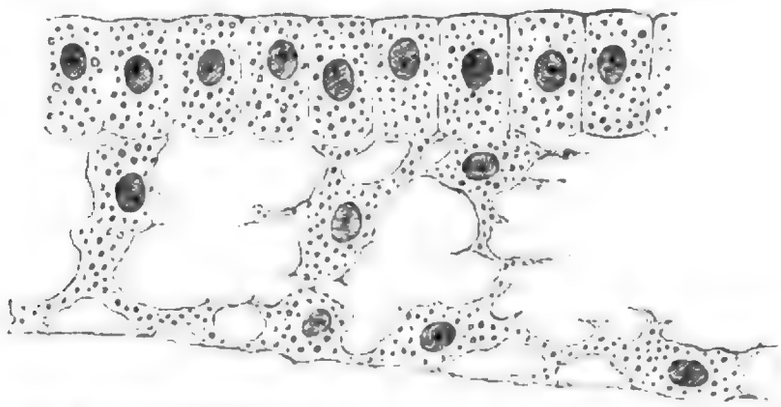


Fig. 34. Zellen des Dotterendoblaste bis an den Ectoblast reichend und diesem sich anschmiegend. Pristiurus, Stufe *A*. Vergr. 500fach.

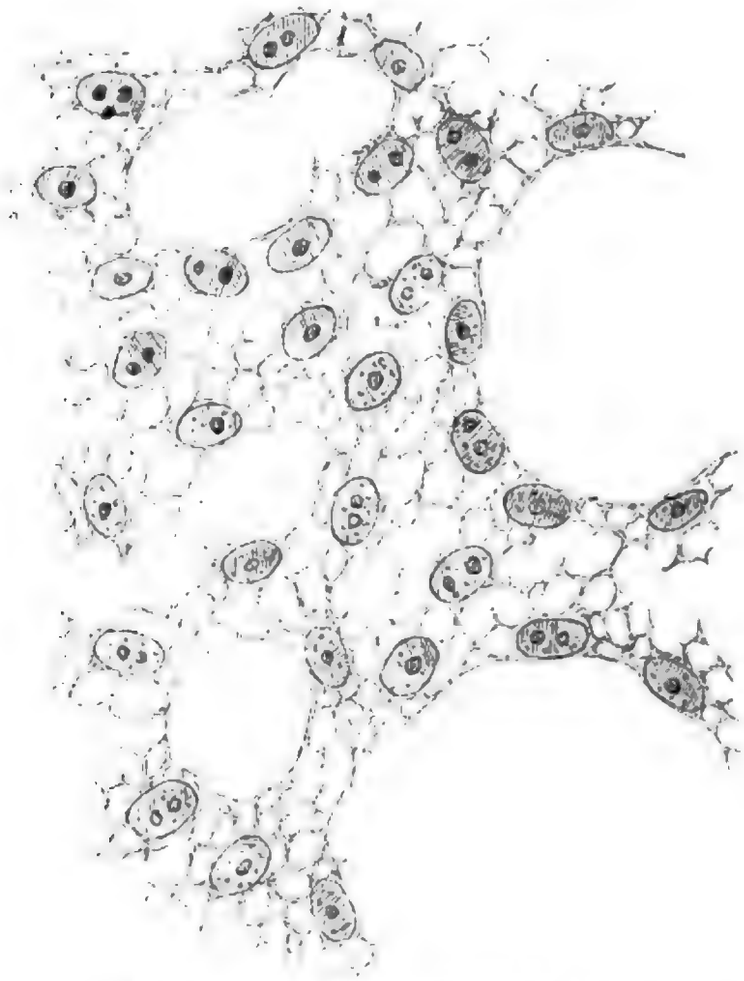


Fig. 35. Protenchymgerüst aus dem Dotterendoblast von Torpedo. Flachschnitt. Stufe *B*. Vergr. 1000fach.

werde ich es nicht als Mesenchym, sondern als Protenchym bezeichnen.

In dem oben abgebildeten, von Torpedo stammenden Präparate

enthalten noch sämmtliche Endoblastzellen reichliche Mengen von gröberen Dotterkörnern. Bei den Haifischgattungen Pristiurus und

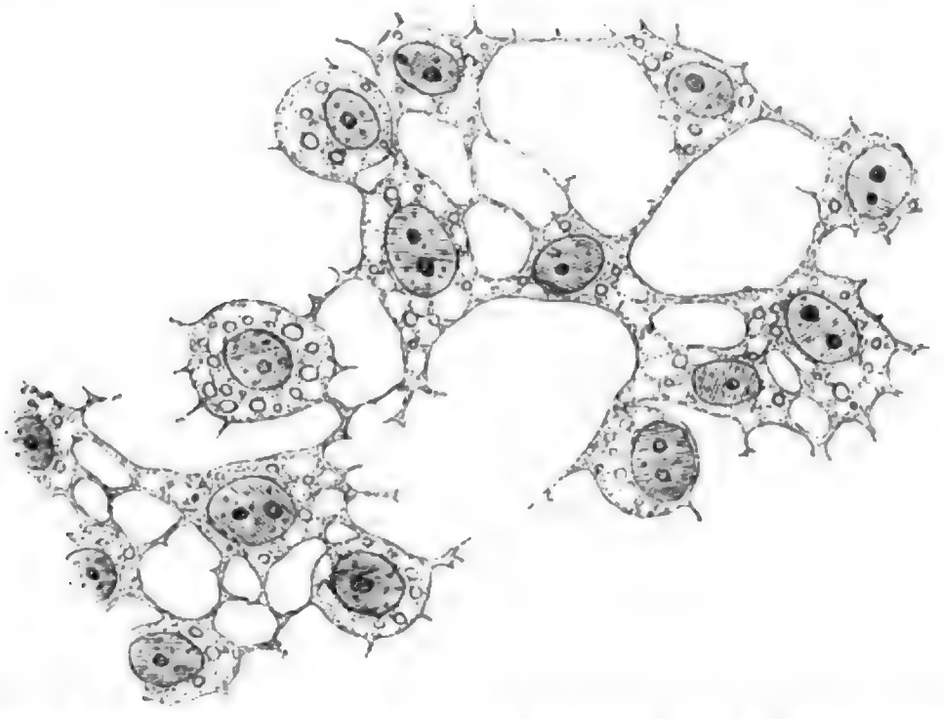


Fig. 36. Protenchymzellen aus dem Dotterendoblast von Torpedo. Stufe *A*. Vergr. 1000fach. Dotterhaltiges Morphoplasmagerüst der Zellen.

Scyllium halten sich unverdaute Dotterkörner ziemlich lange, bei Pristiurus bis über Stufe *F* hinaus, wogegen die Körner bei Torpedo schon von Stufe *B* ab eingeschmolzen werden. Mit dem Gehalt an Dotterkörnern verlieren sich auch die rundlich gequollenen Formen der Zellenleiber, diese werden erheblich schlanker (Fig. 35).

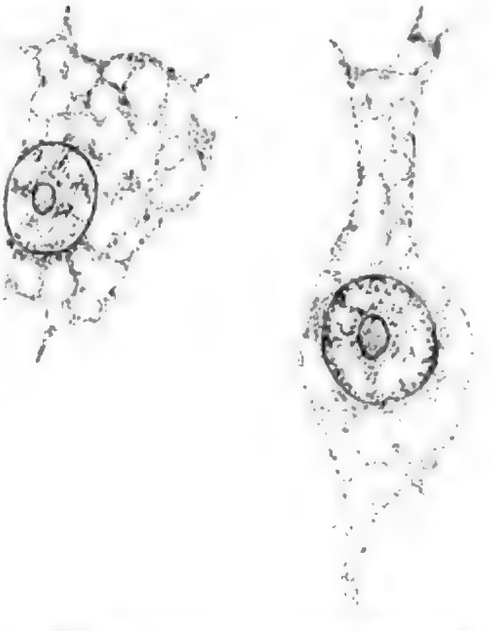
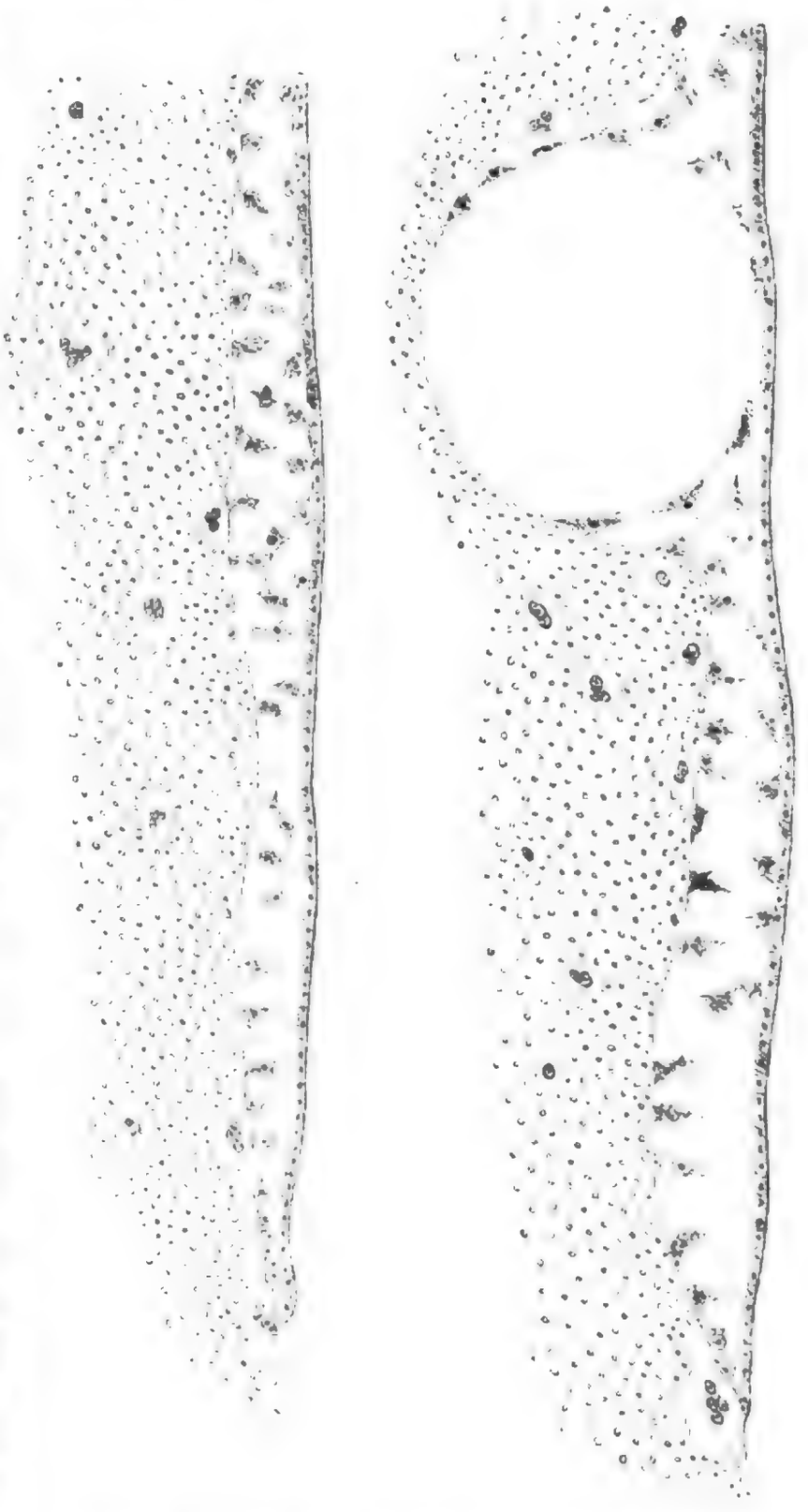


Fig. 37. Dasselbe bei 2000facher Vergrösserung.

Die zu der Zeit in der Keimhöhle sich frei verbreitenden Zellen sind von einem Morphoplasmagerüst durchsetzt, das sich um den Kern herum und an der Zellenoberfläche zu besonderen Lagen verdichtet, und von dessen Aussenlage die Ausläufer der Zellen ausgehen (Fig. 36 u. 37). In den rundlichen jungen Endoblastzellen lassen die Bälkchen des Gerüstes helle Zwischenräume zwischen sich frei, die in der Folge immer enger

werden, bis dann schliesslich die Zellenleiber fast ausschliesslich aus Morphoplasma bestehen.



Figg. 38 u. 39. Durchschnitte durch die vordere Hälfte eines Pristiuruskeimes von Stufe *B*. Vergr. 100fach. Beide Figuren zeigen die Keimhöhle bis zur Decke von Zellen durchsetzt. Fig. 38 zeigt die tief in den Perihlast, bez. in den Dotter eindringende Balfour'sche Höhle. Der Perihlast besteht aus einzelnen, zerstreut liegenden kernhaltigen Protoplasmainseln (Brutnestern).

In der vorderen Hälfte des ausserembryonalen Zellengerüstes findet sich eine kreisrunde Lücke, an deren Gränze die verzweigten

Zellen Halt machen und sich zu einer Art von Gränzhaut verbinden. Diese auffallende Bildung ist schon von Balfour gesehen, und der sich umgränzende Raum als Furchungshöhle gedeutet worden. Die Deutung ist nicht mehr aufrecht zu erhalten, und auch die von andern Forschern gewählte Bezeichnung als Keimhöhle möchte ich beanstanden, da es sich nur um ein besonderes Theilstück der letzteren handelt. Mir scheint die Bezeichnung „Balfour'sche Höhle" am unverfänglichsten.[1]) Zur Zeit ihrer vollen Entwickelung bohrt sie sich tief in den unterliegenden Periblast ein, auch ist ihr Boden Anfangs nur von diesem eingefasst. So zeigt sie sich in dem Durchschnitte eines Pristiuruskeimes Fig. 38, während sie bei dem Torpedokeim Fig. 22 zwar auch gegen den Periblast sich auswölbt, im Uebrigen aber mehr linsenförmig gestaltet ist. Die sie einfassenden Zellen bilden Anfangs nur einen lockeren Kranz, später verbinden sie sich zu einem dichteren Gerüst. Im Inneren der Höhle sammeln sich runde Zellen verschiedener Grösse, die grösseren (Megasphären von Rückert) reich mit Dotterkörnern erfüllt. Gleiche Inhaltskörper finden sich noch in späteren Entwickelungsstufen. Der Durchmesser der Balfour'schen Höhle nimmt im Laufe der Entwickelung ab. An Pristiuruskeimen von Stufe *A* bestimmte ich ihn an Flächenbildern zu 0,75 mm. An obigem von Stufe *B* stammenden Schnitt beträgt er 0,47 mm. Später geht er auf 0,3 und 0,2 mm herab. So finde ich die Höhle noch bei einem Torpedokeim von Stufe *I* (bei einer Länge des Embryo von 4 mm). Der Boden der Höhle hebt sich in der Folge und bekommt ein dickes Hypoblastlager, während sich die Ectodermdecke blasenartig über den übrigen Aussenhof emporwölbt und dadurch schon bei äusserlicher Betrachtung deutlich hervortritt.[2])

1) Eine wohlcharacterisirte Furchungshöhle kommt, wie sich auch aus Rückert's Beobachtungen ergiebt, dem Selachierkeim nicht zu. Dasselbe gilt vom Keim der Knochenfische, bei dem allfällig auftretende Spalten ja auch von vorübergehender Natur sind und einer besonderen morphologischen Bedeutung entbehren. Die Balfour'sche Höhle ist ein Rest der ursprünglichen Keimhöhle, es scheint mir aber doch zweckmässig, ihr bei ihrem so characteristischen Verhalten einen eigenen Namen zu lassen.

2) Schon an Schnitten von Stufe *D* finde ich als Decke der von runden Zellen durchsetzten Balfour'sche Höhle nur noch eine dünne Ectodermschicht, während die Höhle früher ringsherum von Endoblastzellen umgeben war. Es scheint, dass die Decke der Endoblastblase platzt und mit den am Boden der Höhle befindlichen Zellenlagern sich verbindet.

Ueber das Auftreten und die Vertheilung der Brutnester.

Schon von frühen Stufen ab und bei schwacher Vergrösserung findet man das Flächenbild von Selachierkeimen von zerstreut liegenden dunklen Flecken durchsetzt, deren Gestalt und Vertheilung mit der Entwickelungsstufe der Keime wechselt. Die Flecken entsprechen den Riesenkernen und Kerngruppen des Periblastes, und sie können als „Brutnester" bezeichnet werden. Sie besitzen in früherer Zeit unregelmässige, vorwiegend gerundete Formen (Fig. 11). Später von Stufe *C* ab treten schlankere, in Spitzen auslaufende Streifen auf, die unter einander in Verbindung treten und weiterhin auch geschlossene Figuren bilden können (Fig. 12 u. 13). Ihre Ausbreitung entspricht naturgemässer Weise der Ausdehnung des Periblastes. Sie häufen sich am reichlichsten in dessen Peripherie an, wie sich dies ja auch an senkrechten, durch die Contactstellen des Blastoderms mit dem Periblast geführten Schnitten ergiebt. Sie bilden längs dieses Contactsaumes eine fast fortlaufende Kette, die im Aussenhof den Blastodermrand

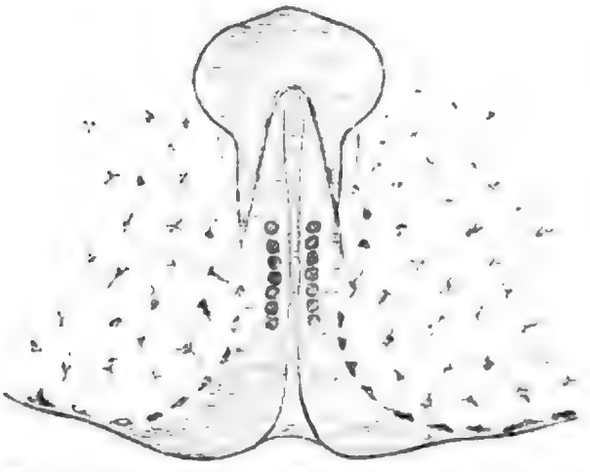


Fig. 40. Pristiurus Stufe *D*. Flächenansicht. Vergr. 30fach. Zeigt die der Gränze des Darmendoblast entlanglaufenden Brutnester.

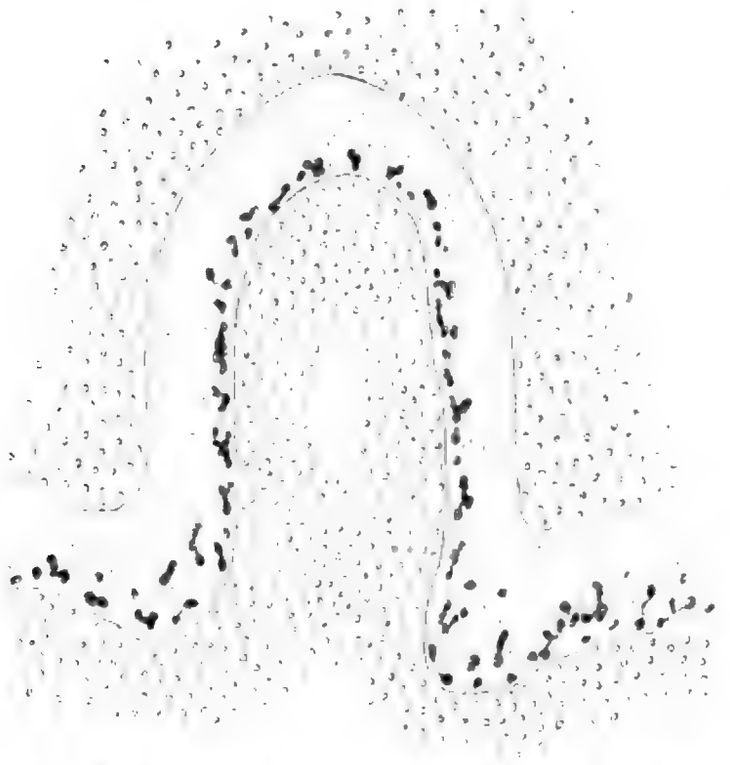


Fig. 41. Torpedo Stufe *D*. Flachschnitt. Vergr. 75fach. Der Schnitt zeigt den mit Brutnestern besetzten, punktirt dargestellten Randtheil des Periblasts. Der Boden des Primitivdarms wird noch durch den vom Periblast unbedeckten Dotter gebildet.

noch etwas überragt. Im embryonalen Randbezirk verlässt die Randkette der Brutnester den freien Saum des Blastoderms und zieht sich auf eine innere, dem Contactsaum des Darmendoblastes entsprechende Linie zurück. Diesem Saume entlang, tritt die Randkette an die Darmanlage des Embryo, die sie bis zu deren blindem Ende hin begleitet (Figg. 26, 40 u. 41). So lange der Vorderdarm ungeschlossen bleibt, erhält sich der Besatz seines freien Randes mit Ketten von Periblastkernen.

Die Zellen des Aussenhofes.

Die für das Verständniss sämmtlicher am Keime ablaufenden Vorgänge so wichtige Stufe *B* zeigt uns den scharf ausgeprägten Gegensatz eines embryonalen und eines ausserembryonalen Keimbezirkes. Innerhalb des ersteren spaltet sich der Mesoblast vom Darmendoblast ab, der ausserembryonale Keimbezirk aber, oder

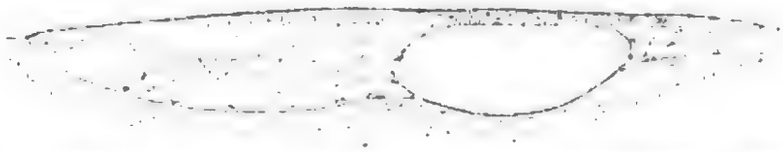


Fig. 42. Medianschnitt eines Pristiurusкeimes mit Keimhöhle, aber ohne äusserlich sichtbare Embryonalanlage. Der Ort der letzteren ist durch die verdickte Stelle bezeichnet. Constructionsbild. Vergr. 20fach.

der Aussenhof, ist, wie oben gezeigt wurde, bis an den Rand von einem lockeren Gerüst von verzweigten Zellen durchsetzt. Der Dotterendoblast hat somit zu der Zeit das Aussehen eines Mesenchyms.[1]) Andeutungen epithelialen Gefüges finden sich nur in der Nähe des Contactsaumes von Blastoderm und Periblast.

Die Vorgeschichte des Dotterendoblastes führt auf eine Stufe zurück, da der Keim zwar schon Scheibenform angenommen hat, seine Oberfläche aber noch glatt und ungeformt ist. Die Emporwölbung des Scheibenrandes und die Bildung eines Darm-

1) Der Dotterendoblast findet sich bei BALFOUR so gezeichnet, als ob er aus aneinander gereihten Kügelchen bestände (l. c. Taf. III—IV) wogegen RÜCKERT, der auch den anfänglich lockeren Character des Darmendoblast betont, hervorhebt, dass er von der Zeit der Gastrulation ab vorwiegend längliche, besonders spindelförmige Elemente enthalte (l. c. 698), daneben aber vereinzelt runde auffallend dotterreiche (Megasphären), letztere namentlich innerhalb der Keimhöhle. Im Aufsatz von 1887 bespricht RÜCKERT die Aehnlichkeit der von ihn als Megasphären bezeichneten Gebilde mit Blutinseln, und er schreibt ihnen eine besondere Bedeutung für die Bildung von solchen zu.

Digitized by Google

endoblasts haben noch nicht begonnen. Zu der Zeit finden sich im Bereich der Keimhöhle, und zwar am reichlichsten in deren Randgebiete locker gefügte Zellen. Sie lassen einen weiten mittleren Raum (den Vorläufer der BALFOUR'schen Höhle) frei, an dessen Boden höchstens vereinzelte Zellen liegen. Figur 42 zeigt den aus Querschnitten construirten Medianschnitt eines solchen

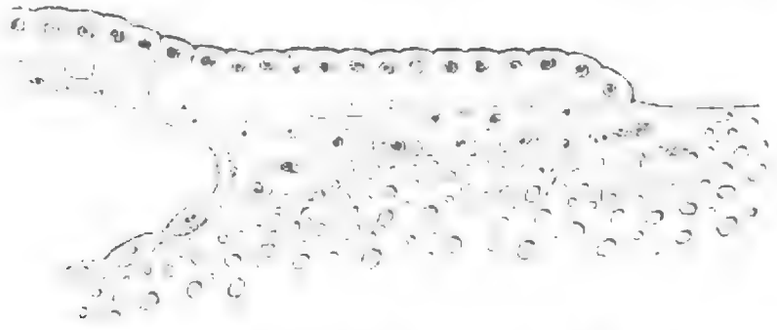


Fig. 43. Rand desselben Keimes im Vorembryonalgebiet. Querschnitt. Der offene Raum links ist der Vorläufer der Balfour'schen Höhle. Vergr. 175fach.

Raumes von Pristiurus. Der Ort der Embryonalanlage erscheint als ein dicker, nach vorn und nach rückwärts sich zuschärfender Zellenklumpen. Gleich, wie in den von RÜCKERT mitgetheilten Medianschnitten entsprechender Keimstufen, reicht der Zellenwulst nicht bis zum hinteren Rand der Scheibe, es bleibt hier eine dünne, den hintersten Abschnitt der Keimhöhle überbrückende

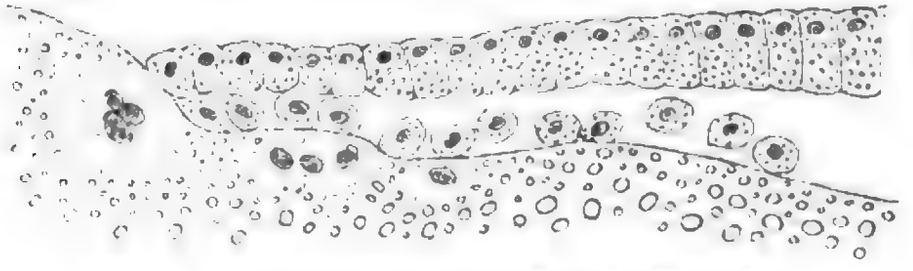


Fig. 44. Aus demselben Keim. Querschnitt des Embryonalgebietes.

Platte; diese ist es wohl, die nach erfolgter Emporwölbung des Blastodermrandes sich umschlägt und zum Darmendoblast wird.[1]) Die etwas stärker vergrösserten Figuren 43 u. 44 zeigen den Rand des Blastoderms und die darunter gelegenen Theile, Fig. 43 aus dem

1) RÜCKERT macht auf eine Unklarheit meiner Darstellung vom Jahre 1897 aufmerksam (Keimhof der Selachier S. 4), nach der es scheint, als führe die den Keim umgebende Grube direct in die Keimhöhle. Die Keimhöhle ist, wie auch ich anerkenne, geschlossen. Meine a. a. O. gegebene Darstellung bezieht sich auf das uneröffnete, durch die Hornschale hindurch beobachtete Ei, an dem die dünne hintere Randstrecke des Keimes nicht zur Geltung kommt.

vorderen, Fig. 44 aus dem embryonalen Abschnitte des Keimes. Der Rand der compacten Platte legt sich an den Keimwall an. Unter der compacten Platte aber, zwischen ihr und dem Keimlager liegen vereinzelte körnerreiche Zellen, die sich, am Rand der Höhle angelangt, zum Theil zur Decke emporheben und zu einer Art von abschliessender Gränzschicht verbinden. Das Keimlager ist längs seiner der Keimhöhle zugekehrten Oberfläche mit plasmatischen, körnerarmen Brutnestern reichlich besetzt. Die dieser anliegenden, sowohl flachen als gerundeten Zellen erscheinen oft bis über die Hälfte in sie eingebettet.

Durch obige Beobachtungen wird folgendes thatsächlich sicher gestellt: In dem späterhin ausserembryonalen Gebiete des Keimes und zwar speziell in dessen Randbezirk sind zellige Anlagen eines Dotterendoblast vorhanden, ehe die Formung des Embryo begonnen hat, und daher auch ehe von der Bildung eines Darmendoblast die Rede sein kann.

Wie dies sowohl meine eigenen Präparate, als auch die schönen Durchschnittsbilder von Rückert (l. c. Taf. LVI Fig. 52—55) ergeben, so ist gleich nach Bildung der Keimhöhle deren Boden in grösserer Ausdehnung frei von aufgelagerten Zellen. Dies ist meines Erachtens dahin zu verstehen, dass die tiefer gelegenen Blastomeren (die in Rückert's Figuren 50 und 51, zum Theil sogar in 52, einzeln unterscheidbar sind) zum syncytialen Periblast sich verbunden haben. Ihre Kerne liegen nunmehr in diesem zerstreut, theils dicht unter dem Boden der Keimhöhle, theils mehr in die Tiefe gerückt.

Die Herkunft der Zellen des Dotterendoblastes.

Es liegt am nächsten anzunehmen, dass die so frühzeitig auftretenden Zellen des Dotterendoblastes von tiefer gelegenen Blastomeren des gefurchten Keimes abstammen, die bei Bildung der Keimhöhle auf deren Boden liegen geblieben sind. Dies trifft indessen nur für einen Theil der Zellen des Dotterendoblast zu, ein anderer, allem Anschein nach erheblich grösserer Theil derselben führt seine Herkunft auf den Periblast zurück. Eine derartige Ableitung ist nicht neu, seit Balfour haben die meisten Beobachter in der einen oder anderen Weise einen Uebergang von Zellen aus dem Periblast, oder, wie es gewöhnlich heisst, aus dem

Dotter in die überliegenden Schichten angenommen. Ausser den verschiedenen Angaben von RÜCKERT scheinen mir besonders die gut beobachteten und illustrirten von A. SWAEN der Beachtung werth zu sein.[1]) Im nachfolgenden stelle ich zunächst meine

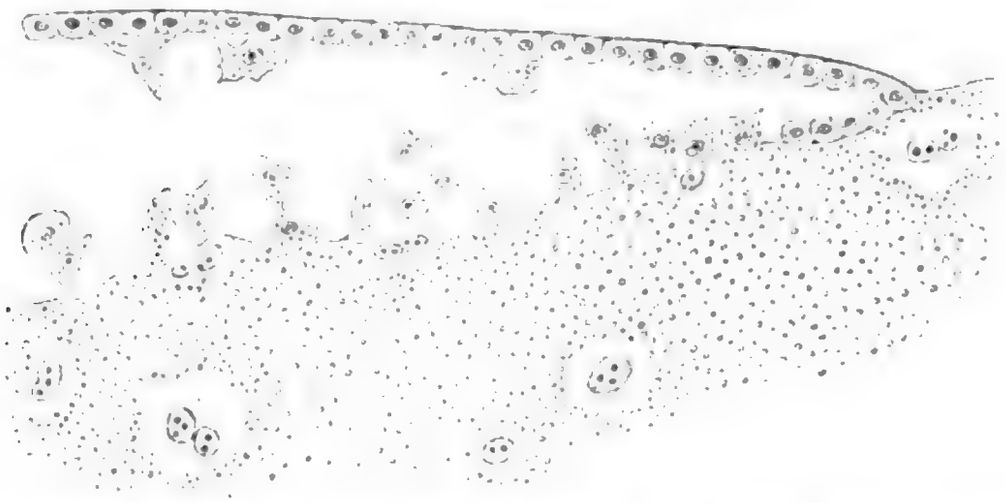


Fig. 45. Vorderer Seitenrand eines Pristiurusкeimes von Stufe *B*. Vergr. 240fach. Zellen des Dotterendoblasts an der Oberfläche des Periblasts anhaftend; einige Zellen sind dem Ectoblast angelagert.

eigenen Beobachtungen zusammen, die für einen Austritt von Zellen aus dem Periblast sprechen.

Sowohl bei der vorhin beschriebenen Vorstufe, als bei Stufe *A* finden sich die zerstreut liegenden Elemente dem Boden der Keim-

Fig. 46. Aehnliches Präparat. Vergr. 500fach. Im Periblast liegt eine isolirte dotterhaltige Zelle, ähnlich der von BALFOUR (l. c. Taf. IV Fig. 7a) abgebildeten.

höhle vielfach so angefügt, dass sie in Gruben des letzteren eingebettet oder dessen Plasmainseln unmittelbar angeschlossen sind (Fig. 45 u. 46). Am ausgeprägtesten findet man dies in früher Zeit im vorderen Randgebiete des Keimes. In der Folge kann das Verhalten stellenweise so weit gehen, dass das Periblastge-

1) A. SWAEN, Études sur de developpement de la Torpille Archives de Biologie 1886 Bd. VII S. 537 ff.

Digitized by Google

webe in zackige, die Zellen des Endoblast von einander scheidende Leisten ausläuft (Fig. 47). Dazu kommt, dass die dem Periblast anliegenden Zellen durch Fortsätze mit ihrer Unterlage verbunden sein können. In anderen Fällen begegnet man Theilen des Keimlagers, die in Ablösung begriffen und auf dem Punkte sind, sich dem Endoblast beizugesellen. So habe ich (Fig. 48) einen am

Fig. 47. Zellen des Dotterendoblasts in Verbindung mit dem Periblast von Torpedo Stufe *B*. Vergr. 500fach. Das Periblastplasma ragt mit zackigen Leisten zwischen die Endoblastzellen hinein.

Boden der Keimhöhle liegenden mehrkernigen Körper gezeichnet, der mit seinem einen Ende im Keimlager steckt, während das andere, grössere frei in die Höhle hervortritt. Das Protoplasma des frei liegenden Theiles bildet ein durchbrochenes Schwammgerüst mit freien Zwischenräumen, seine Kerne liegen zum Theil

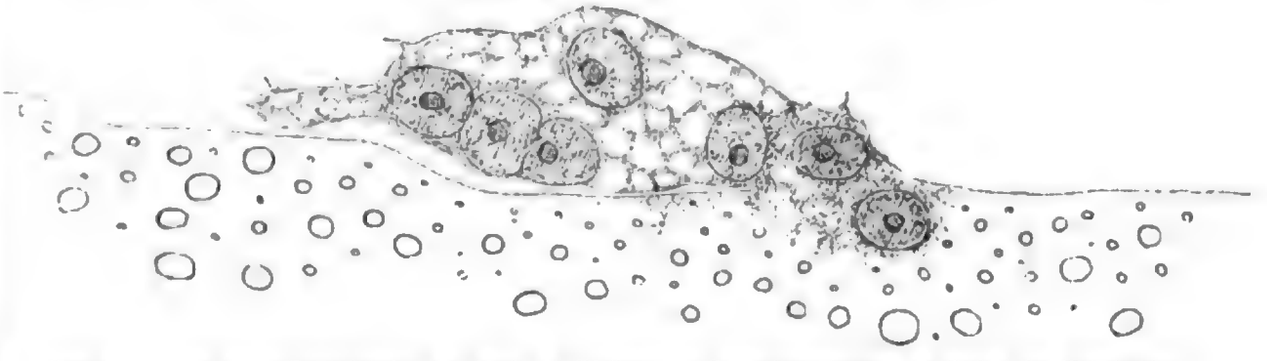


Fig. 48. Aus einem Torpedokeim von Stufe *A*. Vielkerniger Protoplasmakörper am Boden der Keimhöhle, zum Theil noch im Keimlager steckend. Vergr. 1000fach.

noch in Haufen beisammen. Plasma und Kerne verhalten sich noch wie die entsprechenden Bildungen innerhalb des Keimlagers, und der Character des gesammten Gebildes entspricht dem eines abgelösten Periblaststreifens, d. h. nicht einer einzelnen Zelle, sondern eines grösseren Complexes.

Auch das während früherer Stufen vielfach zu constatirende Vorkommen von mehrkernigen (2—4) Zellen innerhalb der Keim-

höhle ist durch die Herkunft aus mehrkernigen Brutnestern des Periblast erklärbar. In gleichem Sinn ist für frühe Stufen (*A* u. *B*) die Zusammenfassung flacher am Boden der Keimhöhle liegender Zellencomplexe durch eine gemeinsame Hautschicht zu verstehen.[1]) Eine solche Hautschicht kann über eine Anzahl von Zellen frei

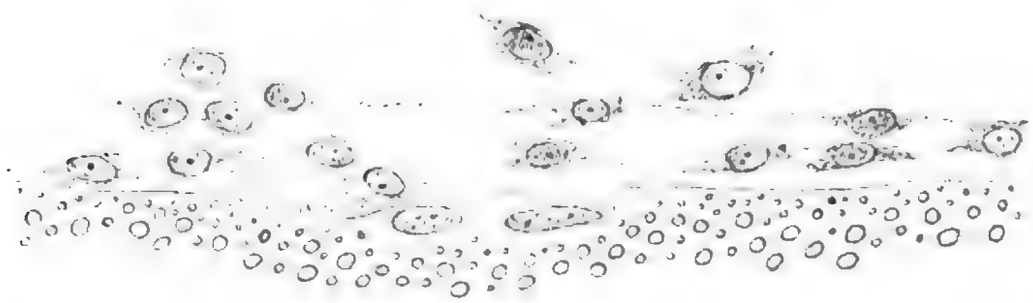


Fig. 49. Torpedo Stufe *A*. Dotterendoblast. Ein Theil der Zellen ist durch eine fortlaufende Schicht verbunden, darunter ein mehrkerniger Plasmakörper. Vergr. 500fach.

hinweggespannt sein, oder sie kann mit solchen verbunden erscheinen (Fig. 49 u. 50).

Die meisten Zellen des Endoblastes sind auf früheren Stufen zackig, sie hängen unter einander und mit der Limitans des unterliegenden Periblastgerüstes zusammen. Sie bilden mit an-

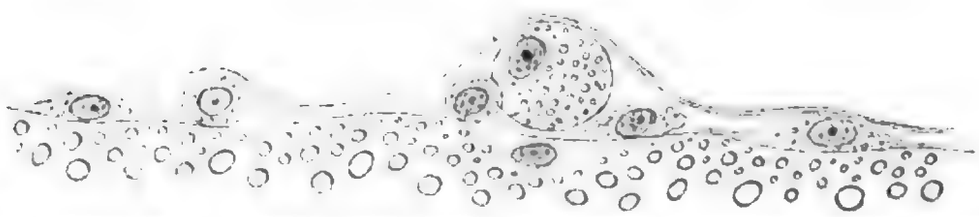


Fig. 50. Torpedo Stufe *A*. Hautartige Schicht über den dem Periblast aufliegenden Zellen. Vergr. 500fach.

deren Worten ein Syncytium, das zur Zeit noch mit dem Periblastsyncytium im Zusammenhang steht (Fig. 51).

Eine besondere Besprechung verdienen die Flachschnitte von Keimen. Nur tiefere Schnitte können das Keimlager flach streifen, weiter nach oben wird dieses schräg und zuletzt nahezu senkrecht getroffen. Mag aber die Richtung auch variiren, so folgen sich der Reihe nach stets: der Dotter, das Keimhofgewebe und der Dotterendoblast, wozu eventuell noch das Ectoderm kommt.

1) Für spätere Stufen, von *C* ab, kommt bei Beurtheilung solcher glatten Gränzschichten an der oberen Gränze des Dotterendoblastes die nachher zu besprechende secundäre Glättung des letzteren in Betracht (z. B. Fig. 55 Stufe *C*).

Digitized by Google

Das Keimhofgewebe enthält sowohl einfache, als polymorphe Riesenkerne in verschiedenen Phasen der Entwickelung. Sein Protoplasma tritt theils in Form verdichteter körnerfreier Inseln auf, theils als eng- oder weitmaschiges Gerüst, und letzteres kann von gröberen Dotterkörnern durchsetzt sein.

Einer Auflösung des Plasmas in feine Netze begegnet man in dem an die Keimhöhle anstossenden Randgebiet des Periblast; von hier ausgehend reichen die Netze mehr oder minder weit in die Tiefe. In den dem Dotter zunächst liegenden Schichten liegen grössere Plasmainseln zerstreut. Sie sind hier durch dotterreiche Zwischenbrücken von einander geschieden und verhalten

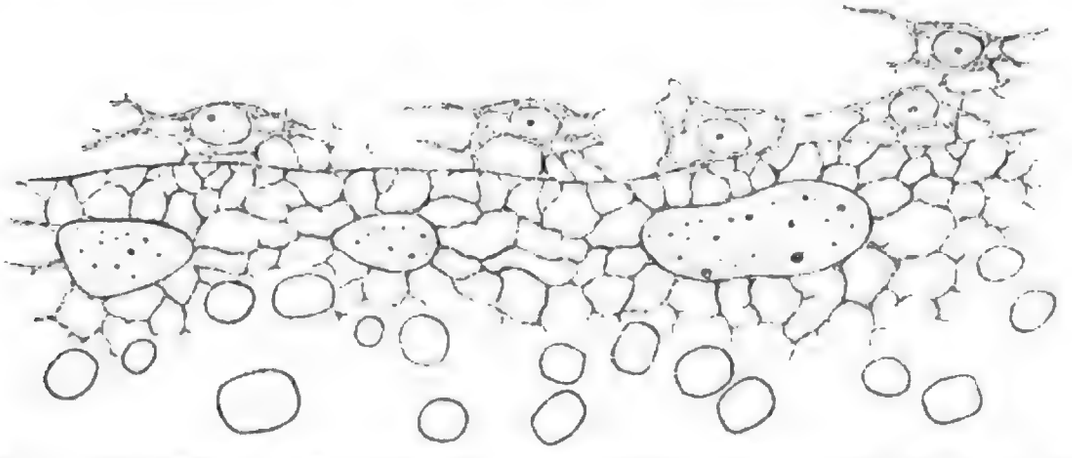


Fig. 51. Torpedo Stufe *A*. Dotterendoblastzellen über dem Periblast, mit der Limitans des letzteren verbunden. Vergr. 1000fach.

sich in der Hinsicht so, wie gegen Ende der Furchungszeit die Plasmahöfe der oberflächlichen Keimhofschichten.

Der Uebergang des feinen, den oberflächlichen Periblastlagen angehörigen Plasmagerüstes in das Gerüst des anliegenden Dotterendoblastes ist an Flachschnitten schön zu verfolgen, und oft ist es kaum möglich, zwischen beiden eine scharfe Gränze zu ziehen. Zum Beleg des Gesagten theile ich wieder einige Zeichnungen mit: Fig. 52 giebt einen Flachschnitt durch den Keimhöhlenboden eines Torpedokeimes von Stufe *A*. Der offene Theil der Keimhöhle liegt links, der Keimhof rechts. Im Rand des letzteren sind Ketten von Riesenkernen mit zahlreichen Kernkörpern. Zum Theil noch im Keimhof, zum Theil nach der Keimhöhle hervortretend, liegen ein- und mehrkernige Zellen, deren jede in eine Anzahl von feinen Zacken ausläuft und mit ihren Nachbarn an der Bildung eines Gerüstes Theil nimmt. Dies Gerüst hängt mit dem die Riesenkerne umschliessenden Plasmagerüst unmittelbar

zusammen. Das zwischen den Kernen liegende Plasmagerüst zeigt bei diesem Präparate scharf ausgeprägte, in Büschel sich auflösende

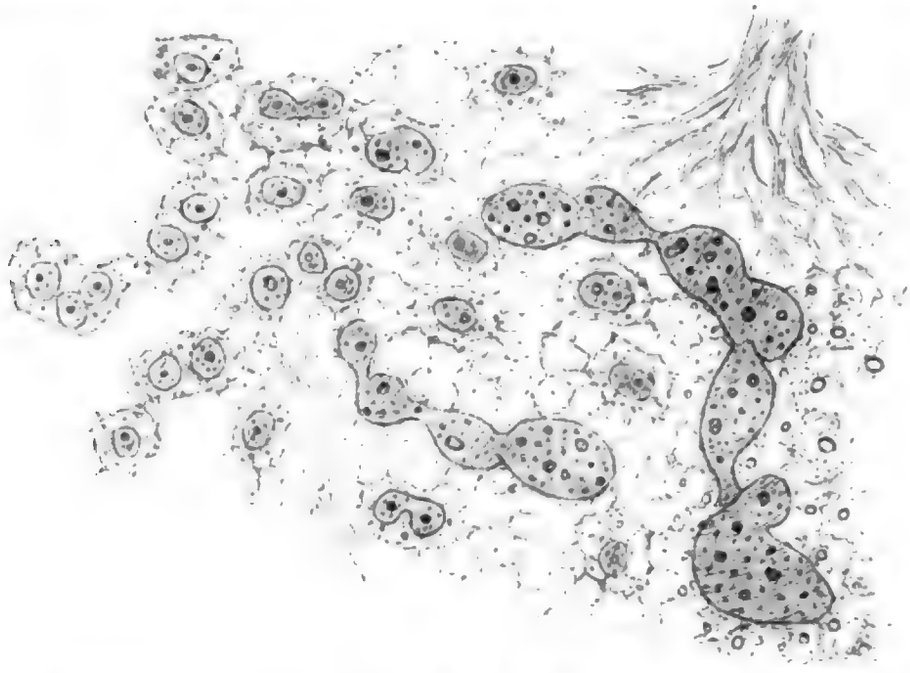


Fig. 52. Torpedo Stufe *A*. Flachschnitt. Vergr. 550fach. Links freie Protenchymzellen, rechts Periblast. s. Text S. 251.

Faserstränge. Aehnlichen Bildungen bin ich noch an anderen Präparaten, wenn auch nicht gleich ausgeprägt, begegnet, und

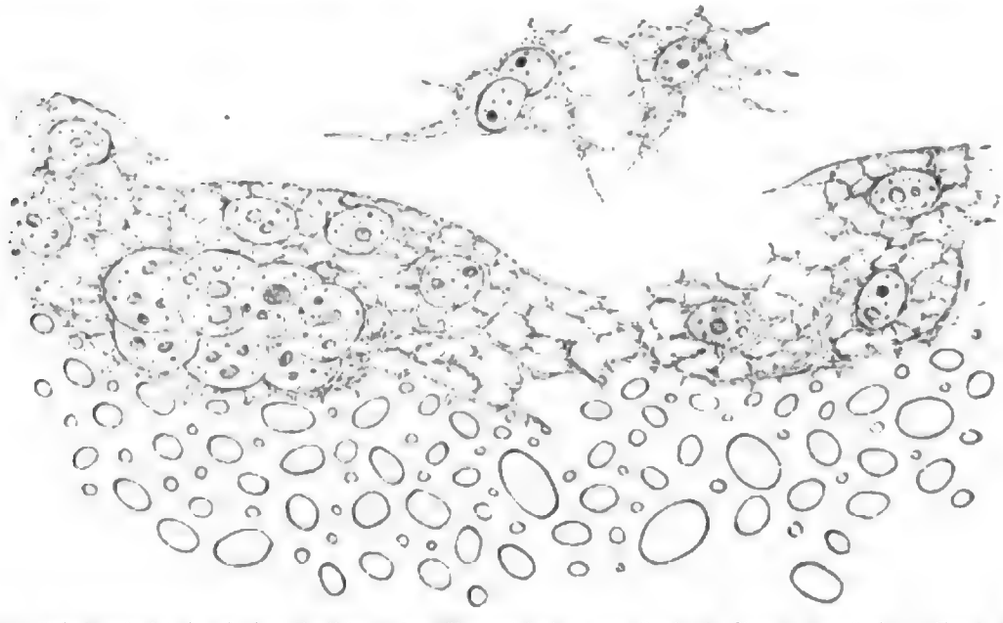


Fig. 53. Schrägschnitt durch den Periblast eines Torpedokeims von Stufe *A*. Vergr. 1000fach. s. Text S. 253.

zwar sowohl an Flachschnitten, als an senkrechten Schnitten. Ich verweise z. B. auf Fig. 53, einen Schrägschnitt durch einen Torpedokeim von Stufe *A*. Hier zeichnet sich eine Strecke weit die

Digitized by Google

M. limitans des Keimlagers als ein scharf abgesetzter, mit dem anstossenden Gerüst allenthalben durch kurze Bälkchen verbundener Längsstreifen. Stellenweise ist aber der Streifen unterbrochen und die Zellen des Keimhofgerüstes laufen mit freien Spitzen aus. An verschiedenen Stellen verdichtet sich das Plasmanetz zwischen den einzelnen Kerngebieten zu breiten faserigen Streifen, so rechts nach einwärts von den hier liegenden Zellen und links zwischen der obersten und den darauf folgenden Zellen. Hier bildet der verdichtete intercelluläre Streifen die unmittelbare Verlängerung der durchschnittenen M. limitans.

Die mitgetheilten Beobachtungen zeigen in übereinstimmender Weise, dass schon von Stufe *A* ab der Periblast neben Riesen-

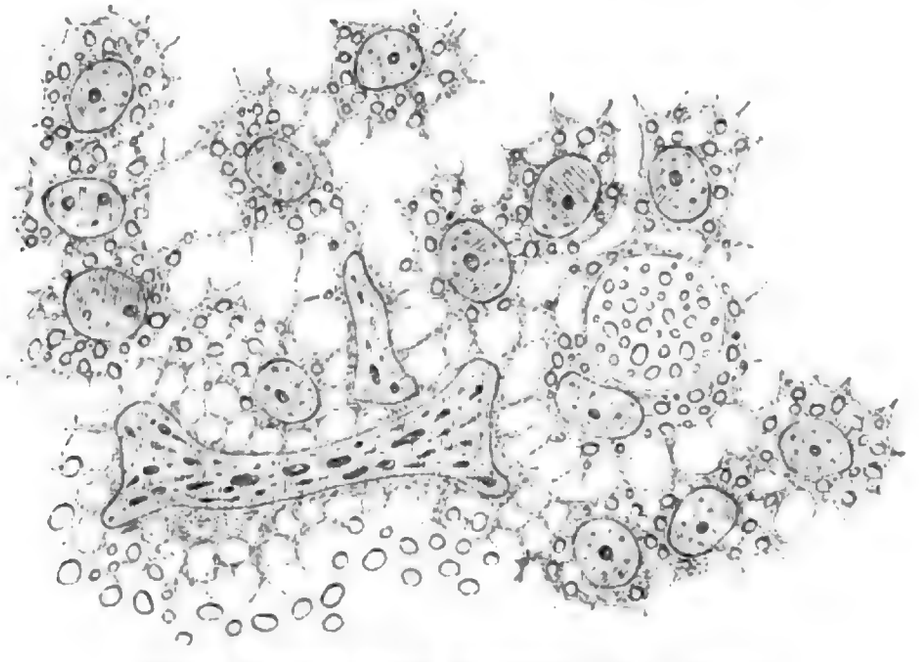


Fig. 54. Pristiurus Stufe *C*. Flachschnitt. Vergr. 1000fach.

kernen und Kerngruppen reichlich einzelnliegende Kerne enthält, die dessen oberflächliche Schichten einnehmen. Jeder dieser Kerne wird von einem schmalen, mit strahligen Ausläufern versehenen *Plasmahof* umgeben. Durch die Verbindung der einzelnen Höfe kommt ein allseitig sich ausbreitendes Gerüst oder Syncytium zu Stande. Das Periblastgerüst geht in das des anstossenden Endoblast unmittelbar über. Dieses kann demnach sofort als Syncytium entstehen, ohne zuvor durch die Form von freien, nachträglich sich verbindenden Zellen hindurch gegangen zu sein.

Auch während der Stufen *B* und *C* findet eine Vermehrung der Endoblastzellen vom Keimhof aus statt. Ich belege dies

Digitized by Google

wiederum durch eine Anzahl von Zeichnungen: Figur 54 ist dem Randgebiet eines Torpedokeimes entnommen, die Endoblastzellen liegen in mehr oder minder tiefen Gruben des Keimhofes, und es

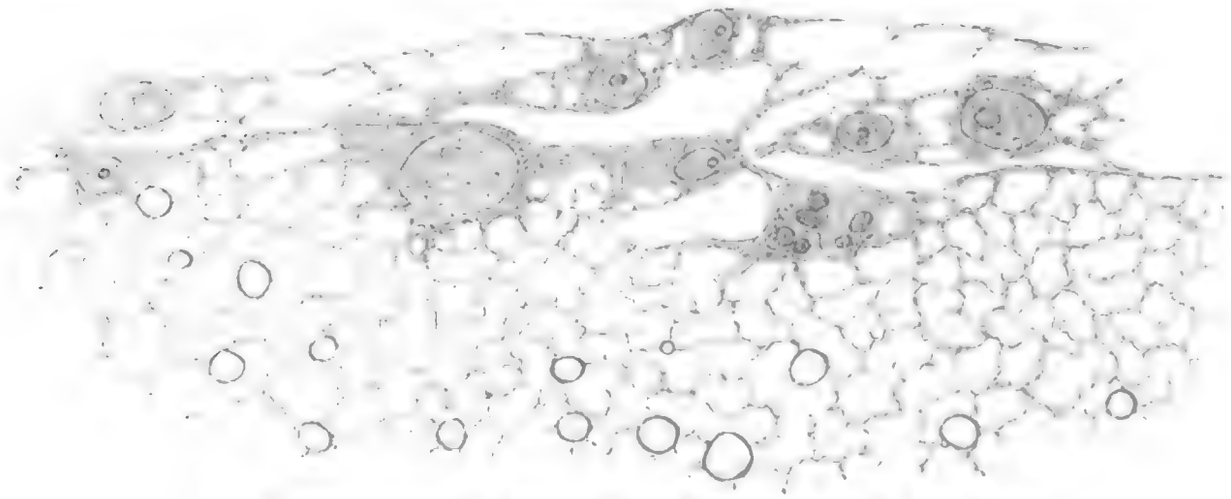


Fig. 55. Torpedo Stufe *C*. Senkrechter Schnitt. Vergr. 1000fach. s. Text S. 253.

ragen von letzterem aus kürzere oder längere zackige Fortsätze des Plasmas in die Keimhöhle hervor. Eine Ablösungsphase, bei der die sich abspaltenden Zellen mit den im Keimhofe zurückbleibenden noch verbunden bleiben, zeigt Fig. 55, die einen senk-

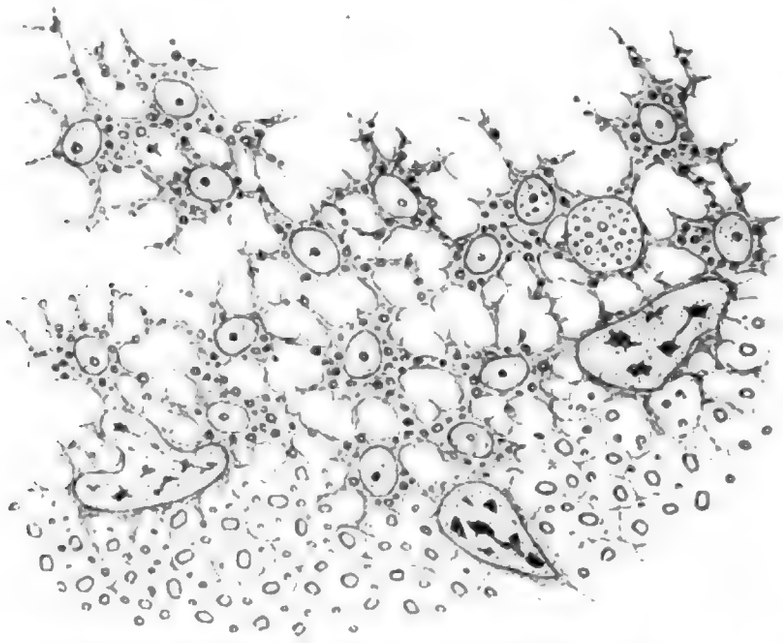


Fig. 56. Flachschnitt durch Periblast und Dotterendoblast von Pristiurus Stufe *C*. Vergr. 500fach.

rechten Schnitt des Keimhöhlenbodens von Torpedo, Stufe *C* darstellt. Hier findet sich ein längerer, an seiner oberen Fläche von einer gemeinsamen Gränzhaut eingefasster Streifen von Endoblastzellen. Das Keimlager zeigt stellenweise noch kernhaltige Plasma-

Digitized by Google

inseln, jenseits davon aber ein kernfreies lockeres Plasmagerüst. Durch die Ablösung der Zellenplatte vom Periblast ist der Dotter näher an den Boden der Keimhöhle herangerückt.

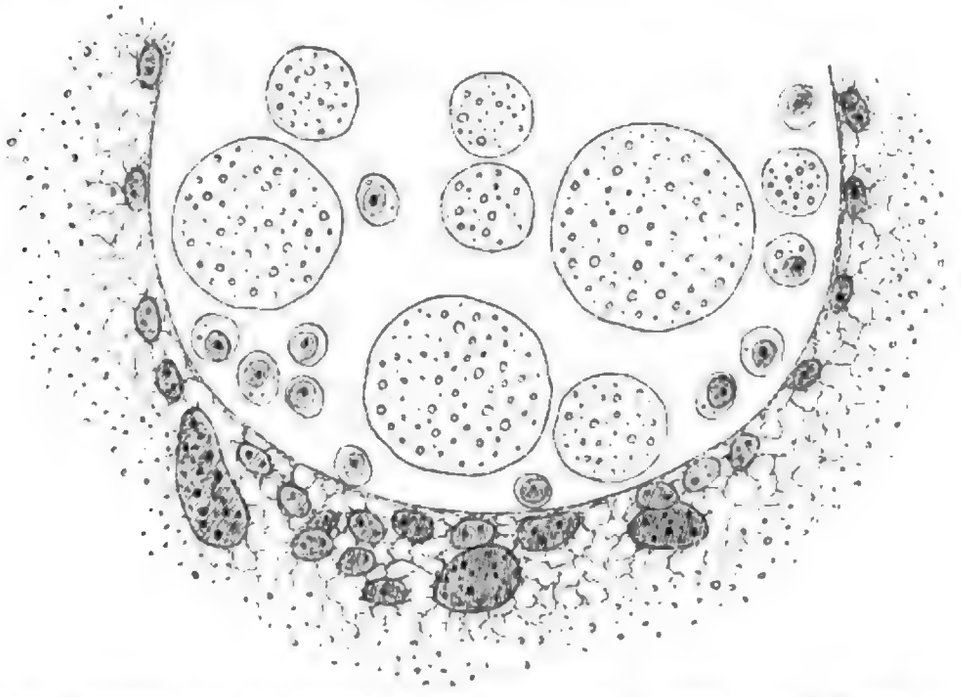


Fig. 57. Flachschnitt durch den Rand der Balfour'schen Höhle. Torpedo Stufe C. Vergr. 500fach.

Figur 46, aus einem Pristiuruskeim Stufe *B* stammend, zeigt neben den aus dem Boden der Keimhöhle hervortretenden Zellen eine rundliche, die unter deren Boden gelegen ist. Das Bild erinnert an ähnliche von BALFOUR gemachte Beobachtungen (l. c.

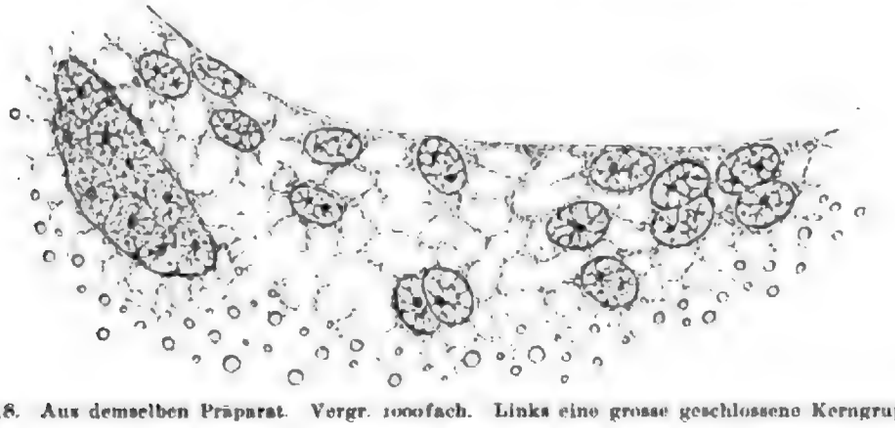


Fig. 58. Aus demselben Präparat. Vergr. 1000fach. Links eine grosse geschlossene Kerngruppe.

Taf. IV, Fig. 7a). Rundliche, mehr oder minder dotterreiche Zellen enthält nicht nur die BALFOUR'sche Höhle, man findet sie auch vereinzelt dem übrigen Dotterendoblast eingelagert (Fig. 56).

Aus der Umgebung der BALFOUR'schen Höhle (Torpedo, Stufe C) sind die Flachschnitte Fig. 57 u. Fig. 58 entnommen. Das Ge-

Digitized by Google

rüst ein- und zweikerniger Zellen schliesst sich nach der Höhle zu scharf ab, während es nach dem Dotter hin grössere Kerngruppen oder Riesenkerne einschliesst.

Die weitere Entwickelung des Dotterendoblastes.

Die Menge der Zellen des Endoblastgerüstes nimmt bei Torpedokeimen während der Stufen *B* u. *C* stetig zu und führt zu dessen wachsender Verdichtung. Andererseits wird aber auch die oberflächliche Schicht des Periblast mächtiger, und ihre Gränzen gegen das Endoblastgerüst verwischen sich in zunehmendem Maasse. So kommt es zur Bildung einer dicken, gegen den Dotter unscharf abgesetzten Platte, für die wir, da in ihr Endoblast und Periblast verschmolzen sind, wieder zur zusammenfassenden Bezeichnung als Hypoblast (Dotterhypoblast) zurückkehren müssen.

Zur Gewinnung einer bestimmten Basis beginne ich wieder mit der Betrachtung von Medianschnitten. In Fig. 22 (ob. S. 230) habe ich einen solchen Schnitt gezeichnet von einem Torpedokeime von Beginn von Stufe *B* (Länge des Embryo 0.5 mm). Der Dotterendoblast bildet zwischen Embryo und BALFOUR'scher Höhle eine 40—50 μ dicke lockere Schicht mit 4—5 facher Uebereinanderlagerung der Zellen. Die Schicht reicht im grösseren Theil ihrer Ausdehnung bis an die Decke der Keimhöhle heran und haftet dieser mit einzelnen Zellenfortsätzen an. Nur in dem unmittelbar vor dem Embryo liegenden Bezirk ist zwischen Ectoderm und Endoblast eine offene Spalte vorhanden. Am Rand der BALFOUR'schen Höhle läuft der Endoblast zugeschärft aus, er erscheint vor derselben neuerdings als eine ziemlich compacte Schicht. Unter dem Endoblast zeichnet sich der Periblast ab als eine zur Zeit noch dünne (15—25 μ) Plasmaschicht mit flachen, dicht unter der Oberfläche liegenden Riesenkernen. Auch diese Schicht verdünnt sich unter der BALFOUR'schen Höhle. In den Seitengebieten des Aussenhofes ist der Dotterendoblast lockerer und zellenärmer als im Mittelschnitt, dagegen bildet er ringsherum am Rand eine ziemlich dichte Platte.

Bei einem Torpedokeim vom Ende der Stufe *B* (Sel. 123. Länge des Embryo 0.8 mm) sind die Gränzen zwischen Endoblast und Periblast grossentheils verwischt. Kernreiche Ausbauchungen des ersteren drängen sich gegen das Plasmalager des letzteren vor,

Digitized by Google

und dieses greift mit spitzen Zacken vielfach in den überliegenden Endoblast ein. Nach der vor dem Embryo liegenden Coelomspalte zu wird nun der Endoblast von einer fortlaufenden glatten Gränzschicht eingesäumt. Noch weiter vorn erfüllt das Endoblastgerüst die Keimhöhle in ihrer gesammten Höhe und haftet an der Unterfläche des Ectoderms. Die BALFOUR'sche Höhle erscheint als eine runde Lücke im Endoblast, ihre Decke wird vom Ectoderm, ihr Boden von einer einschichtigen Zellenlage gebildet. Das darunter befindliche Protoplasmalager bleibt hinter dem des übrigen Periblast an Mächtigkeit nur wenig zurück; seine Dicke beträgt an dem der Beschreibung zu Grunde liegenden Präparat 30 μ. Das Endoblastgerüst gränzt sich gegen die BALFOUR'sche Höhle mit scharfer Gränzschicht ab. Vom soeben beschriebenen Präparat von Fig. 22 zeichnet es sich insbesondere durch sein erheblich dickeres Lager von Periblastplasma aus. Unter der rostralen Contactstelle des Embryo steigt die Dicke der Schicht bis auf 60—70 μ, weiter nach vorn beträgt sie immer noch 30—35 μ.

Ich gehe zu einem Torpedokeim von Stufe *C* über (Sel. 126 Länge des Embryo 1.2 mm Fig. 59). Der Endoblast hat sich nunmehr bis vorn vom Ectoderm getrennt und an seiner der Coelomspalte zugekehrten Oberfläche geglättet. Ein vom übrigen Gebiet abweichendes Verhalten zeigt der Randabschnitt, hier hat sich eine etwa 0.2 mm breite Zellenplatte einerseits

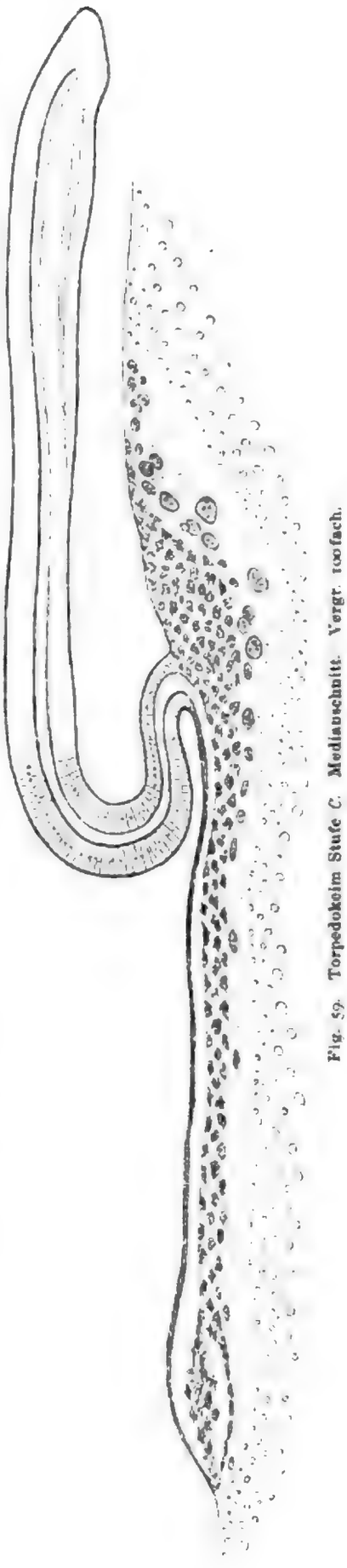


Fig. 59. Torpedokeim Stufe *C*. Medianschnitt. Vergr. 100fach.

Digitized by Google

vom Ectoderm, andererseits vom Endoblast getrennt und schwebt frei zwischen beiden. Stellenweise finden sich noch kleine Verbindungsbrücken der Platte mit der über- oder der unterliegenden Schicht. Die Platte ist das vom Dotterendoblast sich sondernde vordere Randmesoderm, auf dessen Eigenschaften ich nachher zurückkommen werde. Die darunter zurückbleibende Endoblastschicht ist dünn.

Eine besondere Berücksichtigung verdient der rostrale Contactwulst, der an der Berührungsstelle des den Kopfdarm abschliessenden Darmendoblastes mit dem Periblast auftritt. Sowohl das Fussstück des Endoblastes als das darunter befindliche Keimlager sind stark verdickt und messen zusammen gegen 180 μ. Der Endoblastwulst zeigt eine reiche Anhäufung von Kernen, die an den dicksten Stellen zu 8—10 über einander liegen. Sie sind in einem sehr zarten und sparsamen, an seiner freien Fläche glatt abschliessenden Gerüst von Morphoplasma gleichmässig vertheilt. Das Keimlager besteht dagegen aus einem reich entwickelten Plasmagerüst, das stellenweise frei ist von Kernen, stellenweise dagegen Gruppen, oder richtiger Ketten von Riesenkernen einschliesst. Am dichtesten sammeln sich die letzteren an der oberen Gränze des Keimlagers. Wir haben demnach im Endoblast Ueberwiegen der Kerne, Zurücktreten des Plasmas, im Keimlager Ueberwiegen des Plasmas, Zurücktreten der Kerne. Das Gränzgebiet zeigt aber einen unmittelbaren Anschluss der einen Bildung an die andere. Die Fäden des Keimlagergerüstes hängen mit denen des Endoblastgerüstes unmittelbar zusammen, und die an das letztere anstossenden Kerngruppen des Periblast enthalten neben grösseren Complexen auch solche Kerne, die in Grösse und Aussehen denen des Endoblast entsprechen. Das Keimlager verdient seinen Namen in vollem Sinn, insofern es die Bildungstätte neuer, dem Endoblast sich anfügender Zellen ist.

Mit Stufe *C* hat der rostrale Contactwulst seine grösste Ausbildung erreicht. Schon bei Stufe *D* ist er erheblich zurückgegangen. So bestimme ich seine Gesammtdicke bei einem Torpedokeim von Stufe *D* auf c. 100 μ. Die Dickenabnahme betrifft sowohl den Endoblast-, als den Periblastantheil des Wulstes. Im ersteren ist die Menge der übereinander geschichteten Kerne etwas geringer geworden (5—7), im letzteren haben sich die Anhäufungen von Riesenkernen gemindert. Auch vor dem Embryo hat sich

Digitized by Google

die Dicke des Hypoblastes gemindert, sie beträgt in der dem Embryo näher liegenden Strecke noch etwa 40 μ, weiter nach vorn höchstens 35 μ. Die Verdünnung betrifft vor Allem die Endoblastschicht, deren Dicke auf c. 18 und weiter nach vorn auf c. 15 μ herabgesunken ist. An den dünnen Stellen liegen die Kerne des Endoblast in einfacher, an den etwas dickeren in doppelter Schicht. Diese Umbildung des Endoblastes ist dahin zu verstehen, dass sich mit dem fortschreitenden Flächenwachsthum des Keimes die zuvor mehrfachen Schichten von Zellen in einander geschoben und die tiefer liegenden zwischen die oberflächlichen eingedrängt haben. Im Ectoderm, in dem zu der Zeit ein Eintritt von neuen Zellen nicht mehr möglich ist, erfahren die einzelnen Zellen eine dem Flächenwachsthum der Scheibe entsprechende Abplattung und Verdünnung.

Die bis dahin besprochenen Längsschnitte von Torpedokeimen haben, wie man sieht, über eine Anzahl von principiell wichtigen Punkten Aufschluss ertheilt:

1) Die Bildung von Dotterendoblast vom Periblast aus.

2) Die anfängliche Erfüllung der Keimhöhle bis zur Decke hin durch gerüstartig verbundene Zellen, mit Freilassung eines scharf umgränzten runden Raumes, der BALFOUR'schen Höhle.

3) Die secundär erfolgende und peripheriewärts fortschreitende Bildung einer Spalte, als Lücke zwischen Ectoderm und Endoblast, sowie die Glättung der Oberfläche des letzteren.

4) Die im Aussengebiet vor sich gehende Abspaltung eines zwischen Ectoderm und Endoderm sich ausbreitenden Randmesodermes.

5) Die zunehmende Verdünnung des Endoblastes und seine schliessliche Umbildung zu einer einschichtigen Lage.

6) Die Persistenz eines syncytialen Keimlagers mit flachen, dem Endoderm dicht anliegenden Riesenkerngruppen.

7) Die vorübergehend mächtige Entwickelung eines Contactwulstes am rostralen Ende des Darmendoblastes und der ausgiebige, vom Periblast ausgehende Zuwachs neuer Zellen zu dem letzteren.

Seitlich wird der Endoblast etwas dünner angelegt, als im Gebiet der Mittelebene.

Die obigen Beschreibungen gelten für Torpedokeime (Torpedo ocellata). Bei Haien (Scyllium canicula, und Pristiurus melano-

Digitized by Google

stomus) geht die Endoblastsonderung langsamer vor sich. Noch die Schnitte von Stufe *D* zeigen die Periblastoberfläche im Aussenhof mit verhältnissmässig sparsamen, zackigen Zellen besetzt, deren Fortsätze mehr oder minder tief in die überliegende Keimhöhle hineinreichen. Das Randmesoderm hat sich als selbständige Schicht schon abgelöst. Das Gewebe des Periblastes ist im Allgemeinen durchsichtiger, als bei Torpedo, es zeigt sehr ausgeprägte, netzförmige Plasmastructur, und stellenweise auch wohl ausgeprägte Strahlungen.

Die Bildung des Dotterendoderms (Dottersackepithels).

Während der Stufen *C* u. *D* hat sich die scharfe Gränze zwischen Dotterendoblast und Periblast verwischt. Immerhin bestehen zwischen beiden Bildungen auffällige Unterschiede. Im Endoblast sind die Kerne einfach, variiren nur wenig in der Grösse, und sie liegen in regelmässigen, meist geringen Abständen von einander, wogegen der Periblast Kerne und Kerngruppen von sehr wechselnder Grösse in anscheinend regelloser Vertheilung enthält. Das Plasma des Periblast, mag es in mehr zusammenhängender Lage sich ausbreiten, oder nesterweise vertheilt sein, ist im Allgemeinen körnerfrei und dichter gefügt, als das des Endoblast. Endoblast und Periblast bilden ein einziges, in seinen verschiedenen Lagen etwas verschieden sich verhaltendes Syncytium, und das Plasmagerüst des Einen hängt mit dem des Anderen unmittelbar zusammen.

Allein auch das Randmesoderm, obwohl frei durch die Keimhöhle sich ausbreitend, hängt, wenigstens in früherer Zeit, noch durch zahlreiche Sprossen mit dem unterliegenden Endoblast zusammen und bildet somit einen Theil des allgemeinen Syncytiums.

Der weitere Fortschritt in der Umbildung dieser Schicht liegt in der Sonderung eines Epithels, des Dotterendoderms oder des Dottersackepithels von H. VIRCHOW. Die Sonderung vollzieht sich allmählig, und im strengen Sinn des Wortes darf man von einem Epithel, als einer aus gesonderten Zellen bestehenden Schicht erst ziemlich später reden. Der Prozess beginnt (Stufe *D*) damit, dass die Endoblastzellen, die zuvor noch frei in die Keimhöhle und zum Theil sogar bis zu deren Decke gereicht hatten, sich flacher legen und dem Boden der Höhle entlang ordnen. Unter

Digitized by Google

dem Kopftheil des Embryo und vor demselben liegen sie in mehrfacher, seitlich davon meist nur in einfacher Lage. Ein weiterer Fortschritt besteht in der Glättung der Oberfläche und im Auftreten einer gemeinsamen oberen Gränzschicht. Auch dieser Fortschritt geschieht nicht überall gleichzeitig. An bestimmten, besonders an peripherisch gelegenen Stellen trifft man noch während einiger Zeit einzelne die Oberfläche frei überragende Zellenzacken.

Mit dem zunehmenden Flächenwachsthum des Keimes vereinfacht sich die Schichtung der Kerne, indem tiefer liegende zwischen die höher gelegenen einrücken. Von Stufe *E* ab findet man grosse Strecken des Keimhöhlenbodens, insbesondere die seitwärts vom

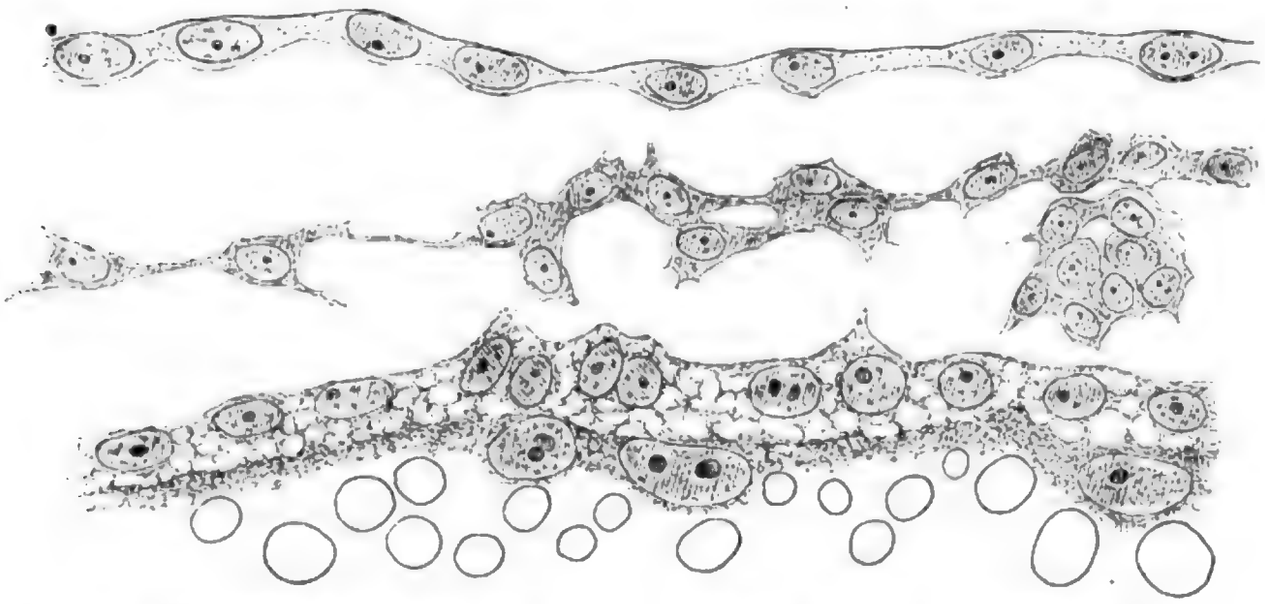


Fig. 60. Torpedo Stufe *E*. Aussenhof. Vergr. 1000fach. Die Zeichnung zeigt das noch unvollkommen umgränzte Dotterendoderm in Verbindung mit der unterliegenden dünnen Periblastschicht. Das Randmesoderm erscheint als eine Schicht von Mesenchymzellen.

Embryo liegenden, mit vorwiegend einfachen Kernreihen besetzt, und die kernführende Schicht gewährt nun bei schwächeren und mittleren Vergrösserungen den Anschein eines einschichtigen Epithels. Bei genauerer Prüfung zeigt sich indessen, dass die einzelnen kernführenden Bezirke (die Energiden im Sinn von SACHS) nur unvollkommen von einander und vom unterliegenden Periblastlager getrennt sind. Noch bilden sie Bestandtheile eines flächenhaft ausgebreiteten Syncytiums, dessen untere Hälfte aus dem dichten Plasma des Periblastes besteht, die obere aus dem minder dichten Gerüst des Endoblastes (Fig. 60). Später vollzieht sich die Scheidung der Epithelzellen von einander und vom Periblast.

Digitized by Google

Die Ergänzung des Darmendoderms vom Periblast aus.

Wiederholt wurde oben darauf hingewiesen, dass der Periblast längs seines an das Blastoderm stossenden Randes von einer fortlaufenden Kette von Brutnestern eingefasst wird. Dies gilt speziell auch vom Contactsaum mit dem Darmendoderm; des letzteren verbreitertes Fussstück ruht stets auf einem dicken kernreichen Plasmalager auf. So findet man die Verhältnisse von Stufe *B* ab durch die nachfolgenden Stufen *C*, *D* und *E* hindurch bis zum Eintritt des ventralen Darmschlusses. In der Nähe der Schlussstelle sammeln sich während der Stufen *D* und *E* die Periblastkerne stellenweise zu kleinen, nach jener Stelle hin convergirenden

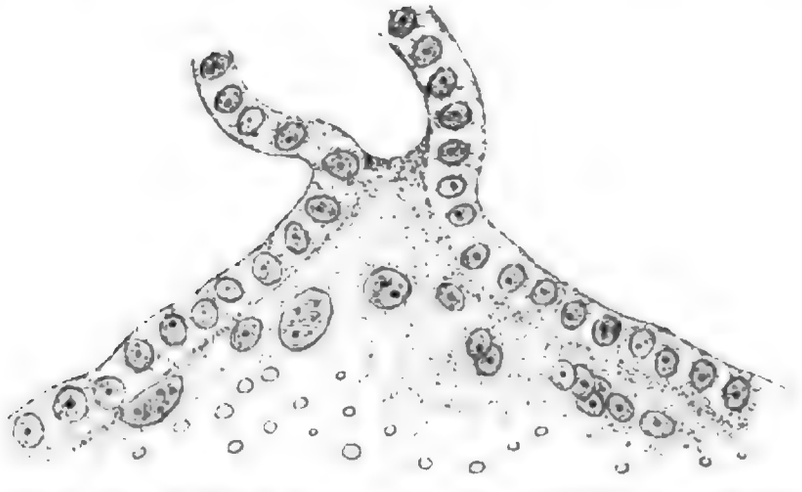


Fig. 61. Torpedo Stufe *E*. Darmschluss durch den Periblast. Vergr. 500fach.

Schwärmen. Da wo das Endoderm mehrschichtig und aufgelockert ist, pflegt es sich mit dem Plasmagerüst des Periblast unmittelbar zu verbinden.

Vorübergehend wird der Darm durch Periblastgewebe abgeschlossen. Nachdem er nämlich Anfangs nach dem Dotter zu nur durch die limitans des letzteren begränzt war, schiebt sich von den Rändern her Periblastplasma keilförmig gegen die Mitte des Darmbodens vor, und mit dem der anderen Seite zusammenfliessend, bildet es eine Verbindungsbrücke, in die dann weiterhin auch Kerne einrücken (Fig. 61). Ob diese Gewebsbrücke unmittelbar Zellen liefert, oder ob sie zunächst von bereits ausgebildeten Endodermzellen in die Tiefe gedrängt wird, das mag dahin gestellt bleiben. Jedenfalls bilden sich auch hier aus den oberflächlich liegenden kleinen Kernen Theile des Endoblastsyn-

Digitized by Google

cytiums, die in der Folge als Reservematerial zur Epithelbildung mit herangezogen werden.

Aus der weiteren Geschichte des Periblast.

Nach Ausbildung des epithelialen Dotterendoderms erhält sich zwischen diesem und dem Dotter eine zusammenhängende Periblastschicht. Ich habe die Untersuchung dieser Schicht bis zur Zeit durchgeführt, da die Embryonen 20 mm lang sind; ihr Verhalten ist schon von den Stufen *G* und *H* ab ziemlich stationär geworden. Die Schicht hat sich im Allgemeinen verdünnt, ihr Plasma ist aufgehellt und zeigt ein feines Fadengerüst. Die

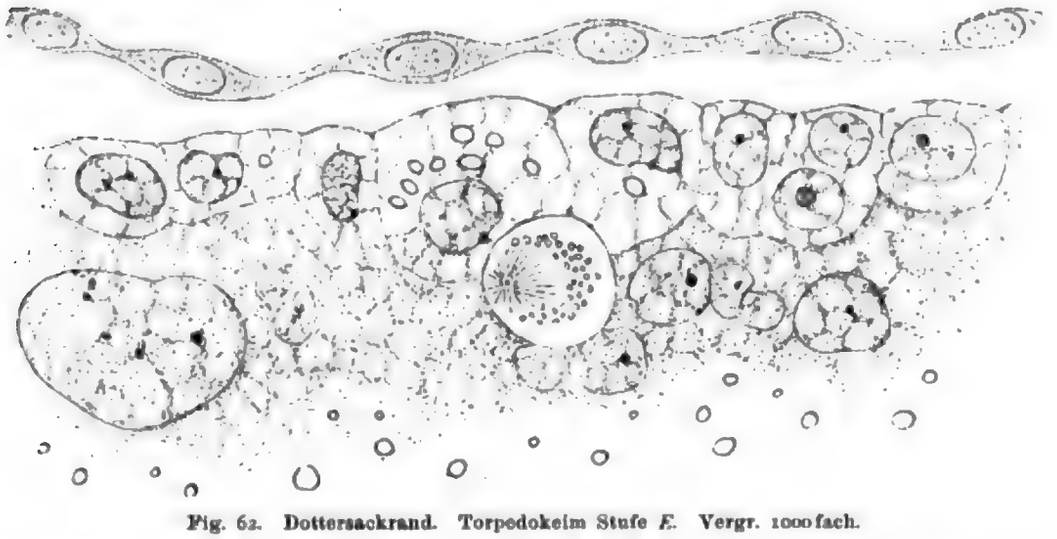


Fig. 62. Dottersackrand. Torpedokeim Stufe *E*. Vergr. 1000fach.

Menge ihrer Kerne nimmt stetig zu, diese bilden stellenweise eine fast ununterbrochene, der Epitheldecke anliegende Lage. Dabei wechselt stufenweise der Character der Kerne. Ein Theil der Schnitte zeigt langgestreckte unregelmässige, oft zackig auslaufende Periblastkerne von feinkörnigem undurchsichtigem Aussehen (Fig. 64). In anderen Schnittreihen begegnet man nur rundlichen, wohl ausgebildeten Kernen mit scharfer Umgränzung und mit einem oder wenigen Kernkörpern. Unter diesen Kernen entspricht ein Theil in Grösse und Aussehen denen der Epithelzellen, während andere etwas grösser sind, oder zu grösseren Gruppen vereinigt erscheinen (Figg. 62, 63 und 64). Die Kerne regelmässiger Bildung sind abgeschlossene ruhende Formen, die unregelmässig geformten dagegen zeigen alle jene Anzeichen, die wir früher als Dissociationserscheinungen kennen gelernt haben. Nach dem, was früher über

Digitized by Google

so beschaffene Kerne gesagt worden ist, sind sie als polycentrische Theilungsformen anzusehen. Die kleineren ruhenden Kerne können sich noch innerhalb der tieferen Schicht mit einem zugehörigen Plasmahof umgeben und als fertige Zellen zwischen die über-

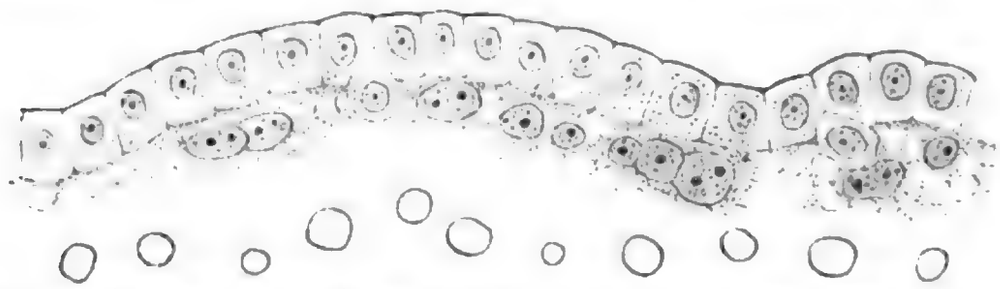


Fig. 63. Aus dem Dottersackrand eines Torpedoembryo von 6 mm Länge. Vergr. 500fach. Der Peribla zeigt zahlreiche kleinere Kerne.

liegenden Epithelzellen einschieben (Fig. 63). Weit entfernt dem Untergang geweiht zu sein, bilden die Periblastkerne und das sie umgebende Plasma eine andauernde Quelle für die Bildung neuer Epithelzellen. Die Bildung erfolgt aber stossweise, so dass nicht

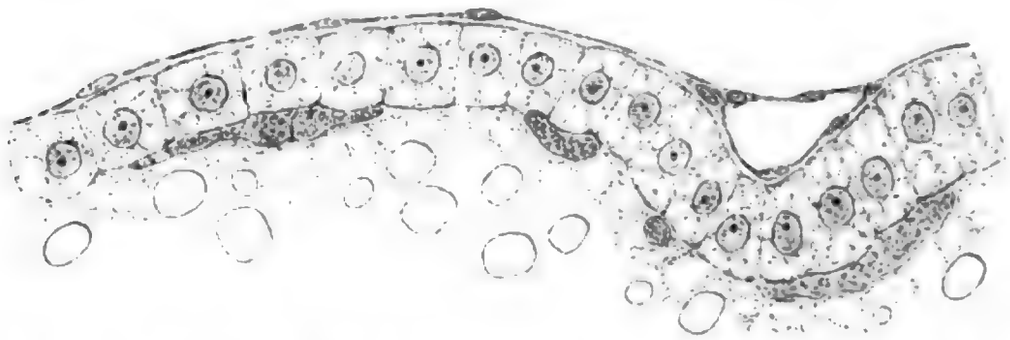


Fig. 64. Aus dem Dottersackrand eines Embryo von 20 mm. Ueber dem Dotterendoderm liegt eine Gefässschicht, darunter der dünne Periblast mit Kernen in Chromatindissociation. Vergr. 500fach.

an jeder Schnittreihe alle Zwischenstufen zu verfolgen sind, sondern an der einen Reihe die einen, an einer anderen eine andere Stufe.

Das Randmesoderm.

Als Randmesoderm bezeichne ich, im Gegensatz zum embryonalen Mesoblast, das dem Aussenhof angehörige ausserembryonale Mesoderm.[1]) Während sich jener vom Darmendoblast abspaltet,

1) Auf das ausserembryonale Mesoderm würde KOLLMANN's Bezeichnung „Akroblast Randkeim" gut passen. KOLLMANN selber hat in seinem Lehrbuch diese Bezeichnung nicht wieder aufgenommen, weil sie, wie er, laut brieflicher Mittheilung, annimmt, mit der eines „peristomalen Mesoderms" sich deckt. Dies

Digitized by Google

sondert sich das letztere vom peripherischen Randgebiete des Dotterendoblast. Der Dotterendoblast erscheint, wie oben gezeigt wurde, während der früheren Stufen *A* und *B* als ein durch den gesammten Aussenhof (mit Ausnahme der BALFOUR'schen Höhle) sich verbreitendes Zellengerüst. Aus ihm bildet sich unter Ver-

Fig. 65. Torpedo Stufe *C*. Der Dotterendoblast und der Periblast sind unvollkommen geschieden, letzterer enthält Nester mit zahlreichen kleinen Kernen. Vergr. 350fach.

dichtung und flacher Ausbreitung seiner Substanz das Dotterendoderm. Ausserdem aber spaltet sich von ihm als selbständige, zwischen Ectoderm und Endoderm frei sich ausbreitende, nur am äussersten Rand mit diesen zusammenhängende Gewebsschicht das Randmesoderm ab (Fig. 65). Es besteht aus zwei, in der Folge

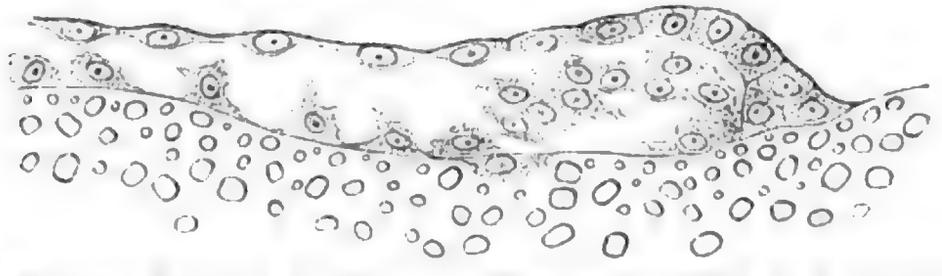


Fig. 66. Torpedo Stufe *C*, vor dem Embryo quer. Vergr. 350fach. Ablösung des Randmesoderms.

scharf zu sondernden Anlagen, dem Randmesenchym und dem Gefässkeim oder Angioblast. Die Trennung des Randmesoderms vollzieht sich während der Stufen *C* und *D*, und sie schreitet vom vorderen Scheibenrand aus gegen das Embryonalgebiet fort. Zum Randmesoderm ist ausser dem an der Peripherie der Scheibe liegenden Theil noch der Gewebsstreifen zu rechnen, der sich dem

---

scheint mir insofern nicht ganz zutreffend, als RABL's peristomales Mesoderm embryonaler Mesoblast ist. Ein vorderes Randmesoderm stellt ja RABL kurzer Hand in Abrede. Dem gegenüber legt KOLLMANN darauf Gewicht, dass sein Akroblast die Stätte der ersten Blutbildung sei, ein Verhalten, das nur auf das ausserembryonale Mesoderm passt.

Digitized by Google

embryonalen Mesoblastbogen entlang medialwärts erstreckt und der die Hinterkopfanlage des Embryo berührt. Seine Hinzuziehung zum Randmesoderm begründet sich damit, dass auch er aus dem Dotterendoblast stammt.

Das Randmesoderm besitzt bei Torpedo während der früheren Stufen (*C*) eine Breite von 0,2—0,25 mm und es verbreitert sich

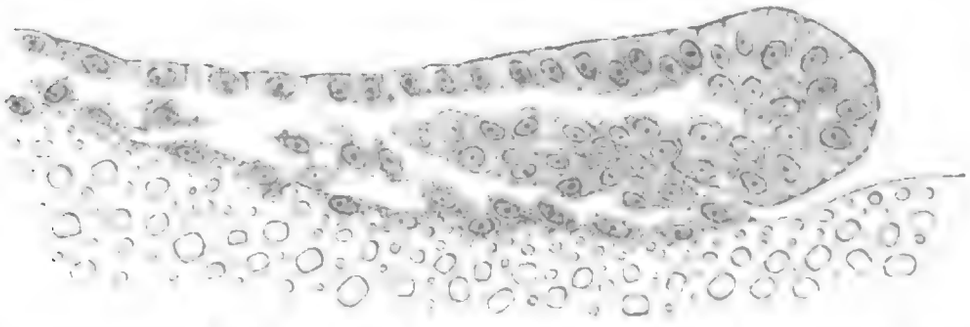


Fig. 67. Torpedo Stufe *C*. Die losen Zellen des Dotterendoblastes schieben sich unter den embryonalen Mesoblast. Vergr. 350fach.

bis zu Stufe *E* auf 0,4—0,45 mm. Es erstreckt sich demnach nicht durch den gesammten Aussenhof, sondern lässt ein etwa 1,5 mm im Durchmesser fassendes Feld frei. Dieses zweiblätterige meso-

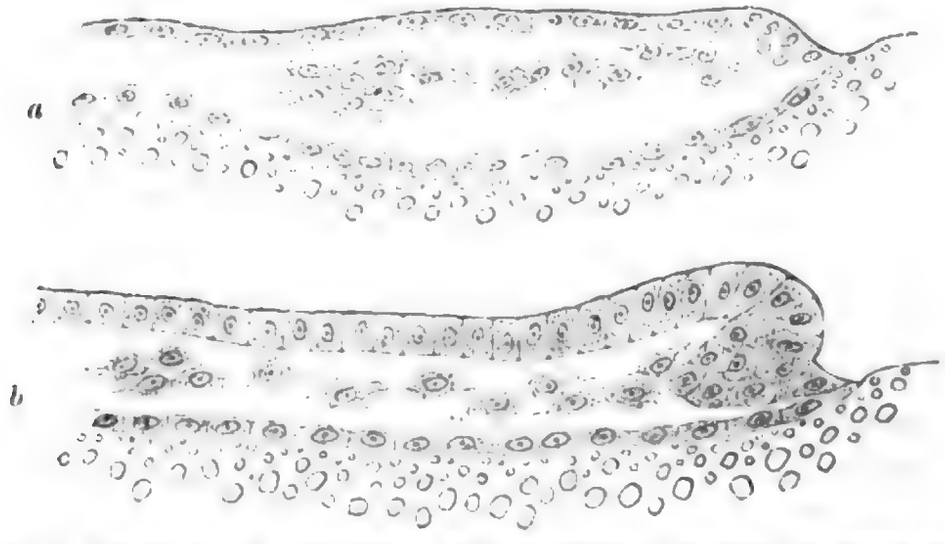


Fig. 68*a* u. *b*. Torpedo Stufe *C*. Randmesoderm und Dotterendoderm sind scharf von einander geschieden. Die Figuren zeigen die vorderen Anfänge des embryonalen Mesoblasts.

dermfreie Feld liegt unter dem frei hervortretenden Vorderkopf des Embryo und in dessen nächster Umgebung, es kann dem Proamnion höherer Wirbelthiere verglichen werden.

Da wo der Dotterendoblast den embryonalen Mesoblast erreicht, schieben sich im Allgemeinen seine Zellen unter dessen freien Rand, und während einiger Zeit sind die aus den verschie-

Digitized by Google

denen Quellen stammenden Elemente noch wohl von einander zu unterscheiden (Fig. 66—68). Die Verbindung des Randmesodermes mit dem Hinterkopfmesoblast ist besonders schön bei Haien zu verfolgen (Stufe *D*). Von vorn nach rückwärts gehend, findet man den embryonalen Mesoblast zunächst als einen dem Darmendoderm übergelagerten Streifen, der in gleicher Breite, wie dieses frei aufhört. Urwirbel und Seitenplatten bestehen aus mindestens zwei Reihen aneinanderliegender Zellen von vorwiegend gedrungener Form. In den Seitenplatten reichen die beiden Zellenreihen bis zum freien Rand, der seinerseits stumpf ausläuft. Dieser Rand steht Anfangs vom Rand des peripherischen Mesoderms noch weit ab. Weiter caudalwärts rückt das Randmesoderm immer näher an den geformten Embryo heran. Der Abstand zwischen ihm und dem Rand der Seitenplatten wird schmäler, und schliesslich kommt es zur Berührung beider Bildungen (Fig. 69 u. 70). Das durch seine zackigen Zellen und durch stellenweise Lücken charakterisirte Randmesoderm schmiegt sich nunmehr dem Rande der Seitenplatten unmittelbar an.

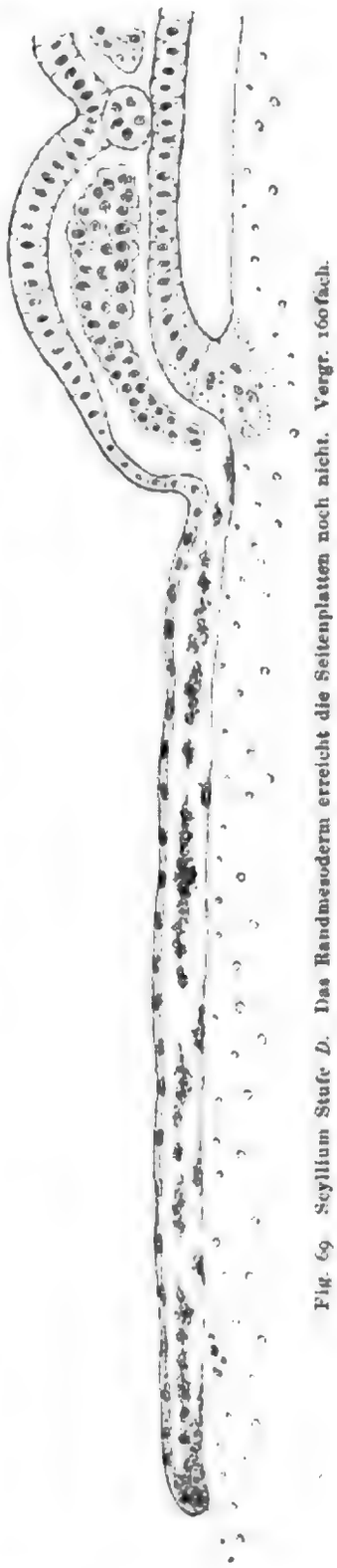


Fig. 69. Scyllium Stufe *D*. Das Randmesoderm erreicht die Seitenplatten noch nicht. Vergr. 160fach.

Von nun ab zeigt eine Anzahl von Schnitten beide Mesodermbestandtheile, das Randmesoderm und den embryonalen Mesoblast; diesen als einen schmalen, das Darmgebiet kaum überschreitenden zweischichtigen Streifen, jenes als eine breite, zur Zeit noch vorwiegend einschichtige Lage von zackigen Zellen. Am lateralen Schnittrand erreicht es den peristomalen Mesoblast, der Anfangs noch schmal ist. Bei weiterer Annäherung an den hinteren Keimrand werden die Mesoblaststreifen auf Kosten des Randmesoderms immer breiter, und beim Uebergang in den hinteren Embryonalbezirk fliessen sie schliesslich in einander über.

Digitized by Google

Im Ganzen ist es zu der Zeit nicht schwer, aus den histologischen Eigenthümlichkeiten zu erkennen, was zu den Seitenplatten des embryonalen Mesoblastes und was zum Randmesoderm gehört.

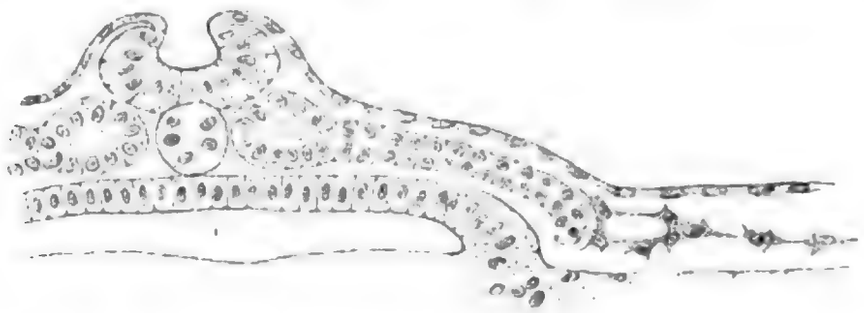


Fig. 70. Vom gleichen Präparat. Das Randmesoderm legt sich den Seitenplatten mit einem Abschnitte an, der bereits eine klaffende Lücke zeigt. Letztere gehört zu den Vorläufern des ausserembryonalen Coelomes.

In der Folge verwischen sich die Gränzen; embryonales und ausserembryonales Mesoderm nehmen im Uebergangsgebiet denselben Gewebscharacter an.

Die Zusammensetzung des ausserembryonalen Randmesoderms.

Senkrechte Längs- und Querschnitte durch den vorderen Abschnitt von Keimscheiben von Stufe *D* zeigen das Randmesoderm als eine an der Peripherie festhaftende, nach einwärts frei auslaufende Platte. Im grösseren Theil ihrer Ausdehnung besteht die

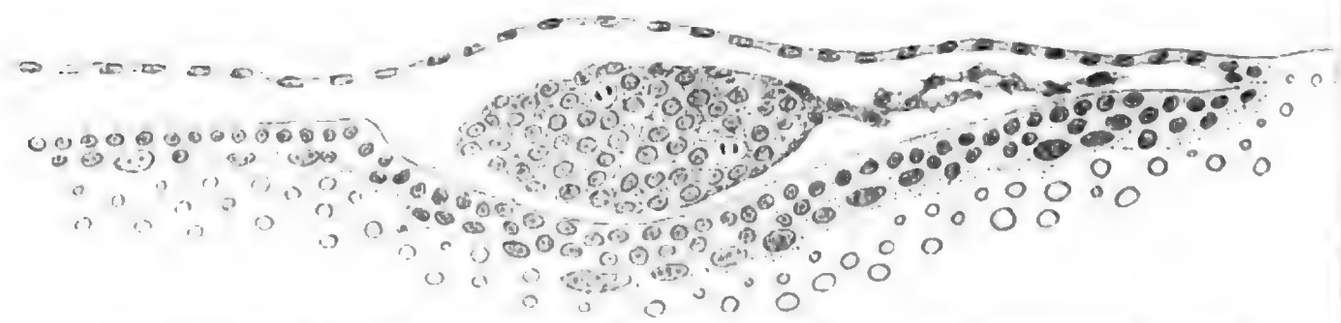


Fig. 71. Torpedo Stufe *D*. Vordere Hälfte des Keimes. Randmesoderm. Die Mesenchymplatte trägt in einiger Entfernung vom Rande eine dicke Blutinsel.

Platte aus einer oder zwei Lagen von zackigen Zellen, und sie umschliesst stellenweise flache Lückenräume. In einiger Entfernung vom Keimrand trägt sie linsenförmige Verdickungen, in denen die Zellen zu 4—6 über einander liegen können (Fig. 71). Die Verdickungen sind die Blutinseln, die sie tragende Platte ist der peripherische Mesenchymkeim.[1]) Die beiden Anlagen sind aus dem

1) Das Hervorgehen eines mesenchymartigen Gewebes aus dem Hypoblast bez. aus dem Periblast wird für Acanthias von C. K. HOFFMANN geschildert und mit

Dotterendoblast hervorgegangen und ihre Zellen sind ursprünglich Bestandtheile eines gemeinsamen Syncytialgerüstes gewesen, auch bleiben sie nach erfolgter Scheidung noch grossentheils in naher Berührung mit einander. Aber in ihrem histologischen Aufbau und in ihrem ferneren Entwickelungsgang verhalten sie sich verschieden. Ich werde die beiden Anlagen als Randmesenchym und als Gefässkeim (Angioblast) von einander unterscheiden. Das was ich früher „Gefässblatt" genannt habe, umfasst beide Anlagen.[1])

Das Randmesenchym besteht aus Zellen, die ursprünglich mit zahlreichen, zu dichten Netzen verbundenen Fortsätzen verbunden sind. In der Folge vereinfachen sich Gestalt und Verbindung

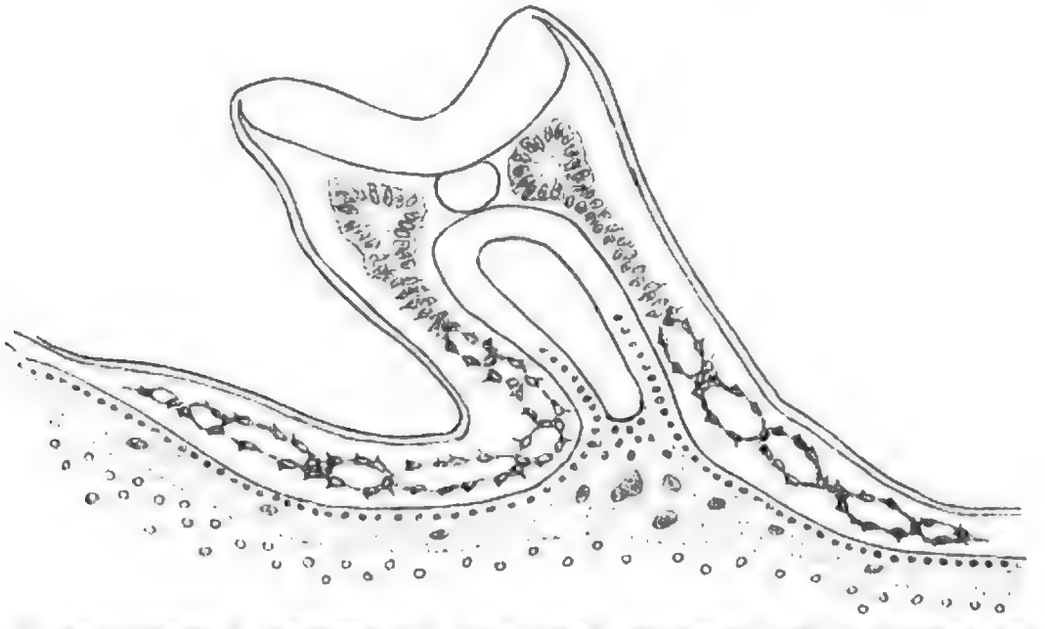


Fig. 72. Torpedo Stufe *E*. Hinterkopf quer. Vergr. 160fach. Der Schnitt zeigt die Mesodermlücken in Reihen neben einander liegend.

dieser Zellen, ihre Abstände werden grösser und die Zahl ihrer Ausläufer nimmt ab. Dann treten, Anfangs kleinere, weiterhin grössere Lückenräume zwischen ihnen auf. Am frühesten treten solche Lücken in dem neben dem Hinterkopf des Embryo liegenden Mesenchymstreifen auf. Auf Durchschnitten zeigt dieser

zahlreichen Abbildungen belegt. HOFFMANN bezeichnet das Gewebe als Haemenchym und stellt es unmittelbar dem adenoiden Gewebe zur Seite. Unters. über den Ursprung des Blutes und der blutbereitenden Organe. Verh. d. Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam 1893 II Sect. Deel III No. 4.

1) Das Wort „Gefässkeim" findet vielleicht bei denen, die an dem Wort „Gefässblatt" Anstoss genommen haben, eher Gnade. Wendet man gegen das Wort „Gefässblatt" ein, dass es sich nicht um ein Keimblatt im Sinn des Ectoderms oder Endoderms handle, so ist dies richtig, aber die Einwendung gilt für das gesammte Randmesoderm und sogar für den embryonalen Mesoblast.

Digitized by Google

Streifen eine Zeit lang ein leiterähnliches Aussehen (Fig. 72). Weiterhin fliessen die benachbarten Lücken mit einander und mit den Lücken des anstossenden embryonalen Mesoblast zusammen

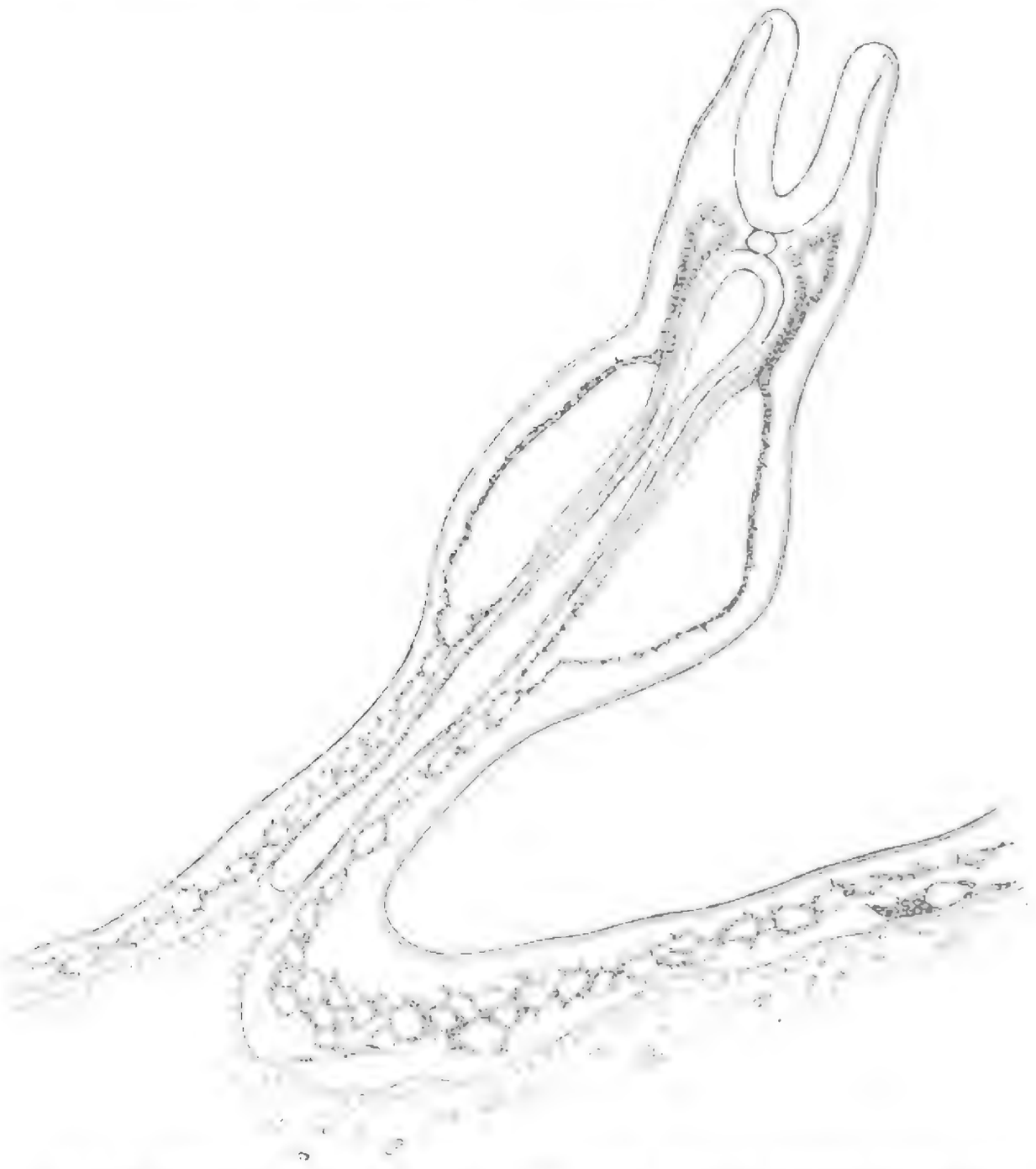


Fig. 73. Torpedo Stufe E. Flach- bez. Schrägschnitt. Vergr. 110fach. Das hintere Kopfcoelom stellt schon eine weit klaffende Höhle dar, daran reihen sich die Ketten von Mesodermlücken an, durch deren Zusammenfliessen der allgemeine Hohlraum allmählich erweitert wird. An zwei Stellen sieht man unter dem Mesenchymgerüst auf der rechten Seite Gefässanlagen.

und leiten so die Bildung der Coelomspalten ein (Fig. 73). Die Durchschnitte solcher Mesenchymlücken haben eine gewisse Aehnlichkeit mit Gefässdurchschnitten, und ich selber habe mich

Digitized by Google

in der Hinsicht früher irre führen lassen. Die Anfangsstufen von Gefässanlagen und von Blutinseln haben indessen, wie gleich gezeigt werden soll, ein ganz anderes Gepräge, und die Durchschnitte der etwas grösseren Gefässe characterisiren sich gegenüber rundlichen Mesenchymlücken durch ihren Gehalt an Blutkörperchen.

Der Gefässkeim liegt unter der Mesenchymplatte, seine Sonderung beginnt damit, dass die oberflächlich gelegenen Zellen der Blutinseln nach beiden Seiten hin glatt werden und zu einer Endothelhaut verschmelzen, die einen inneren Zellencomplex umschliesst. Die umschlossenen Zellen hängen Anfangs noch durch kurze Zellenbrücken zusammen, dann aber runden sie sich ab und werden zu Blutkörpern.[1]) Dazwischen treten freie von klarer

---

1) Eine sehr sorgfältige und ins Einzelne gehende Schilderung vom Auftreten der Blutinseln im Torpedokeim findet sich bei Swaen (Étude sur le développement des feuillets et des premiers ilots sanguins dans le blastoderme de la torpille 1885 Bruxelles, Extraits des Bulletins de l'Académie de Belgique (3 Série t. IX. No. 5). Swaen unterscheidet scharf zwischen dem ausserembryonalen Mesoblast und dem Gefässkeim, ersteren leitet er von ursprünglich vorhandenen, intermediär gelegenen Zellen des Keimrandes, den letzteren vom Hypoblast ab.

In den Hauptpunkten stimmen meine Beobachtungen auch mit denen von Rückert überein. Die Abweichungen in der Form der Darstellung hängen damit zusammen, dass Rückert den Schwerpunkt auf die morphologische, bez. auf die phylogenetische Seite der Frage verlegt, während mir die histologisch-physiologische näher liegt. Rückert hat gleich Swaen festgestellt, dass eine Mesodermanlage rings um den Keim herum bis zu dessen vorderem Rand reicht. Diese Anlage zerfällt in einen embryonalen und einen ausserembryonalen Abschnitt. Die Entstehung des ersteren glaubt R. aus einem Coelomdivertikel ableiten zu können, für den ausserembryonalen ist dies nicht möglich, und so fasste er diesen als „cenogenetischen" Mesodermantheil, den davon eingenommenen Keimrand als cenogenetisch zurückgebildeten „Urmund" auf. Weniger scharf als Swaen scheidet Rückert den extraembryonalen Mesoblast vom Gefässkeim. Im Innern des ausserembryonalen Mesodermes entsteht nach ihm (l. c. S. 21) die erste Anlage des Blutes unter dem Bild der äusserlich wahrnehmbaren Blutinseln. Sie treten in geringer Entfernung vom Rand, zuerst am vorderen Umfang der Keimscheibe auf, um von da auf den seitlichen und zuletzt den hinteren überzugreifen. In ihrer Ausdehnung dem peripheren Mesoblast entsprechend, bleibt sie vorn Anfangs auf dessen Rand beschränkt, während sie hinten die ganze Breite des Blastoderms bis zu den Seitenplatten durchsetzt. Im Innern der Keimscheibe bleibt sonach eine etwas excentrisch liegende, im durchfallenden Licht helle, gefässfreie Zone (Zona pellucida). Ihre hintere Gränze wird durch einen Streifen von Blutinseln gebildet, welche vom Seitenrand des Blastoderms in einer nach vorn concaven Linie zum Embryo vordringt, um hier in der Gegend des späteren Nabels zu endigen. Die zuerst vorhandenen Blutanlagen bekommen Verstärkungen von Seiten der Merocyten, oder wie sich Rückert auch ausdrückt, durch frisch abgefurchte Zellen vom Dotter aus.

Flüssigkeit eingenommene Hohlräume auf. Im Innern der Blutinseln begegnet man reichlichen Mitosen. Auch da, wo die Blut-

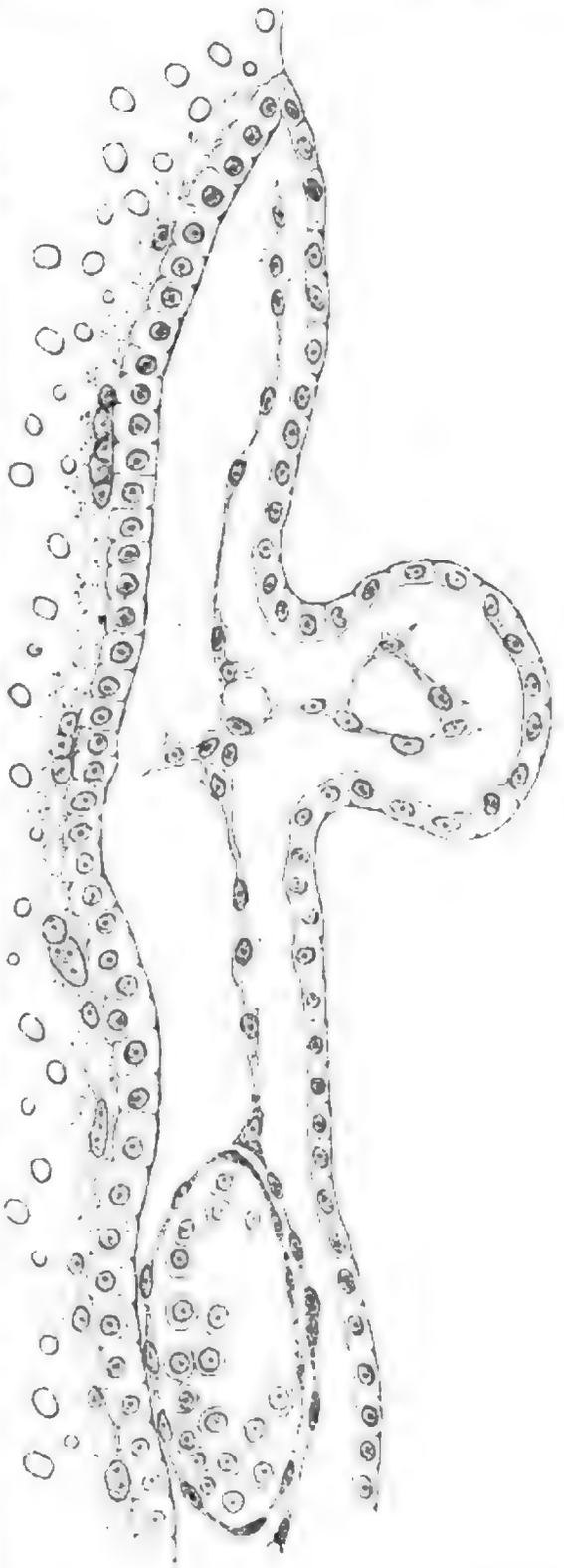


Fig. 73. Rand eines Torpedokeimes neben dem Kopfe. Vergr. 350fach. Randmesenchym und Blutgefäss. Unweit vom Rand ein Ectodermbuckel mit eindringendem Mesenchym. Stufe F.

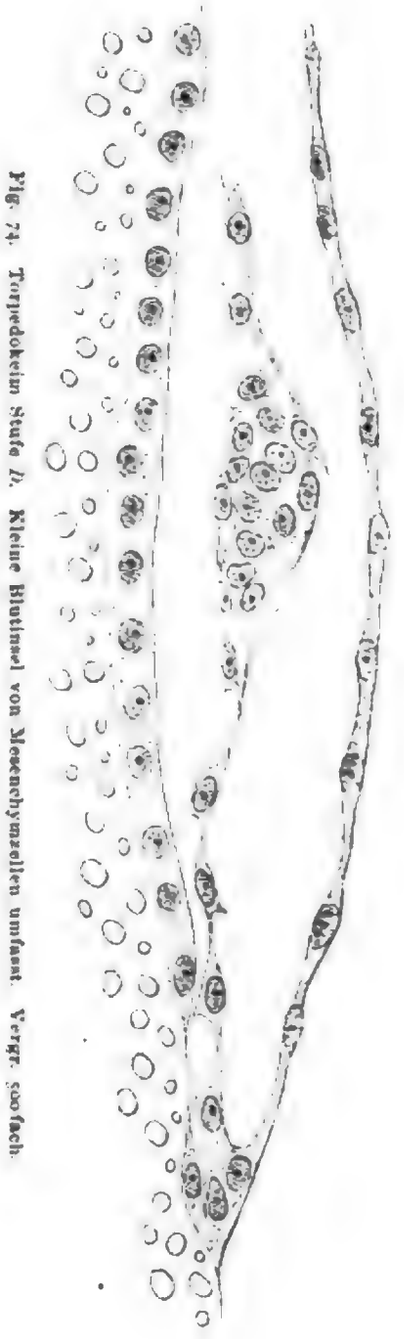


Fig. 74. Torpedokeim Stufe D. Kleine Blutinsel von Mesenchymzellen umfasst. Vergr. 500fach.

inseln der Mesenchymplatte unmittelbar anzugehören scheinen, erweisen sie sich bei genauerer Betrachtung doch davon getrennt.

Digitized by Google

Die Mesenchymzellen fassen sie vom Rand und von oben her ein (Fig. 74 u. 75), ohne jedoch mit der Endothelwand Verbindungen einzugehen.

Ein übersichtliches Bild des Gefässkeimes gewähren Flächenbilder unzerschnittener Keimscheiben, von deren Unterfläche der Dotter möglichst beseitigt worden ist. Fig. 76 zeigt einen Torpedokeim aus der Uebergangsstufe *D—E*. Der Gefässkeim erscheint hier als ein den Aussenhof rings umfassender Kranz von netzförmig verbundenen zackigen Flecken, den im Flächenbild gesehenen Blutinseln. Am kräftigsten sind diese im vorderen Umfang

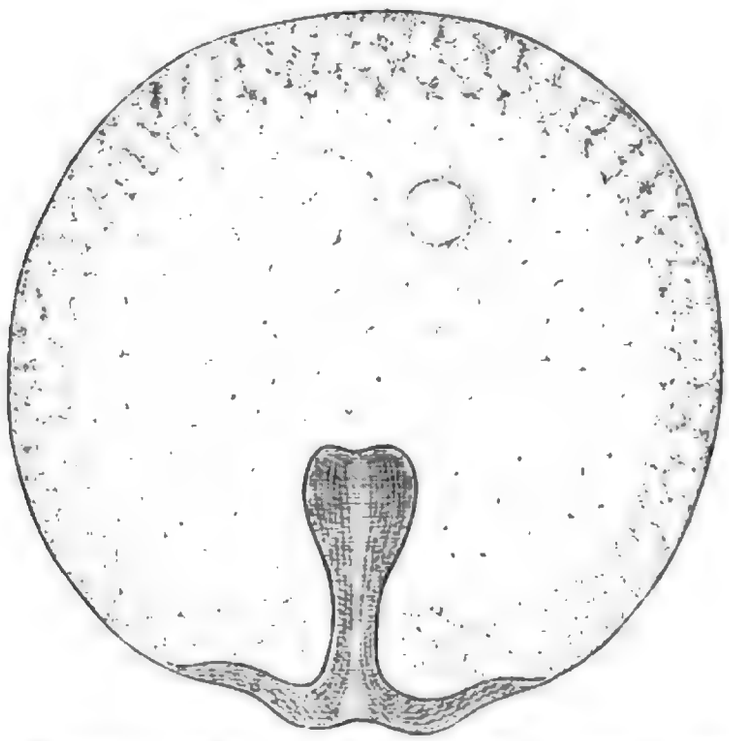


Fig. 76 Torpedokeim Stufe *D* bis *E*. Vergr. 20fach. Die Figur zeigt den Gefässkeim im Flächenbild.

des Keimes entwickelt; im hinteren an den Embryo herantretenden Querstreifen des Randmesoderms treten sie mehr und mehr zurück. Später sondert sich der Kranz der Blutinseln noch schärfer ab (Fig. 77 Stufe *F*), sie sind nunmehr vom Rand entfernt, dabei massiger geworden, haben aber noch immer ihre zackige Form bewahrt. In der Zeit der ersten Kiemenspaltenbildung schwinden die Blutinseln. Mit der mittlerweile eingetretenen Bildung des Herzens und dem Beginn einer Circulation sind die Blutkörperchen aus ihren Bildungsstätten weggeschwemmt und diese zu Bestandtheilen des allgemeinen Gefässsystemes geworden.

Digitized by Google

Von dem Fig. 76 abgebildeten Gefässkeim giebt Fig. 78 eine mässig vergrösserte Darstellung. Die von den Blutinseln aus-

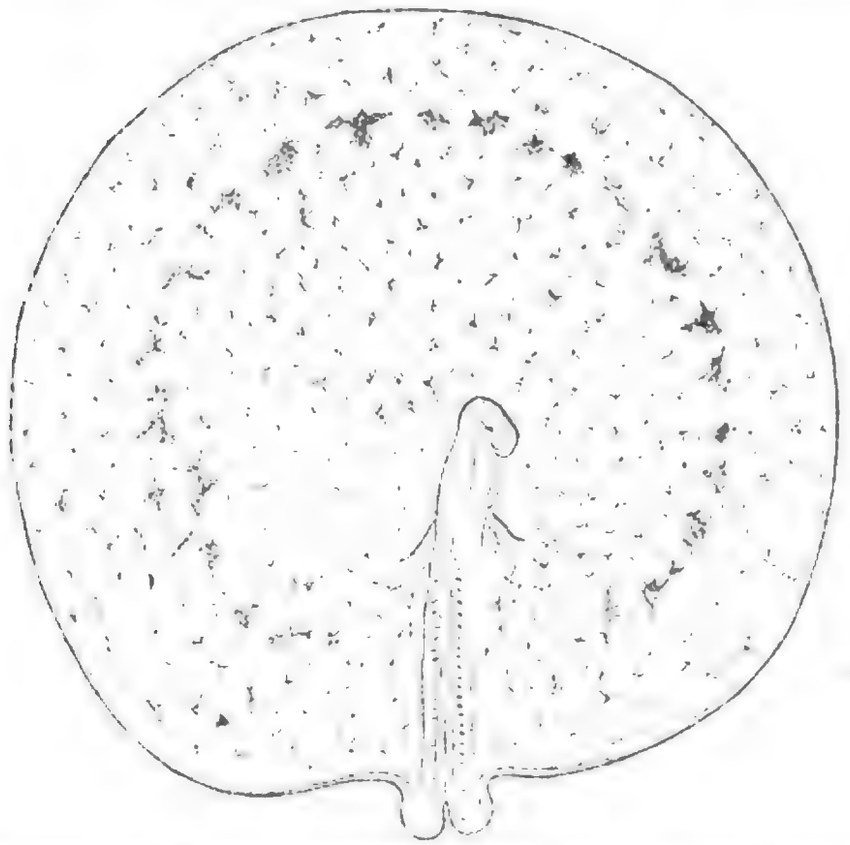


Fig. 77. Torpedokeim Stufe *F*. Die Blutinseln bilden einen Kranz von unregelmässig zackigen Flecken, die etwas vom Scheibenrande entfernt sind.

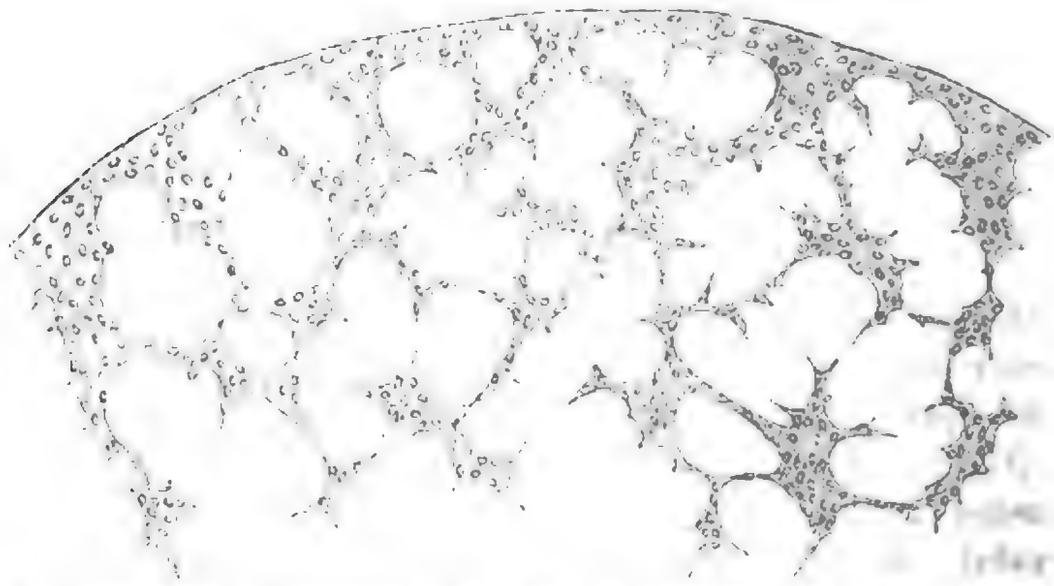


Fig. 78. Torpedo Stufe *F*. Flächenbild von einem Stück des Gefässkeimes nahe am vorderen Ende der Keimscheibe.

gehenden Zacken dienen theilweise zur Verbindung benachbarter Felder, theils aber laufen sie frei aus. Sie sind die ersten Ge-

Digitized by Google

fässsprossen und stellen sich in jenen wohlbekannten Formen dar, die überall wiederkehren, wo in normalen und pathologischen Bildungen capillare Blutgefässe entstehen sollen (Fig. 79).

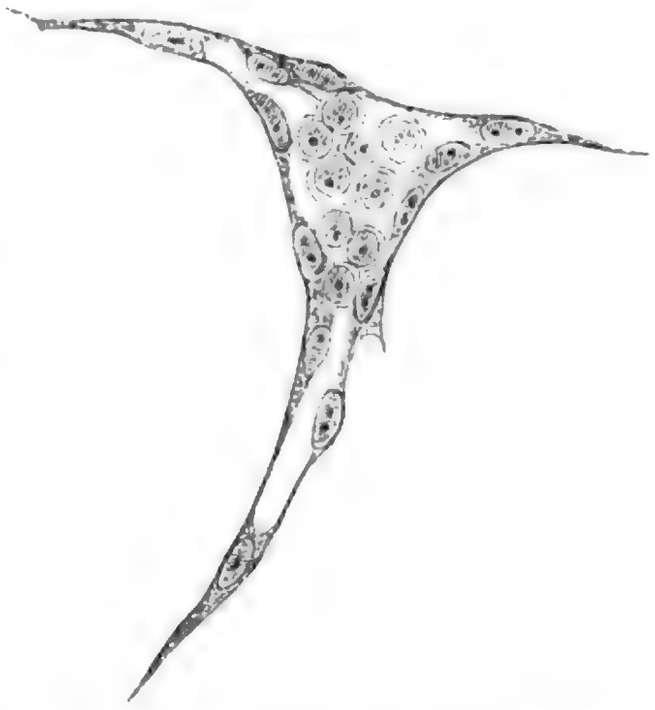


Fig. 79. Torpedo Stufe *F*. Kleine Blutinsel mit davon abgehenden Gefässsprossen. Vergr. 450fach.

Der histologische Character der von den Gefässinseln ausgehenden Sprossen ist sehr ausgeprägt. Solange sie noch einer Höhlung entbehren, sind die sie zusammensetzenden Zellen langgestreckt, mit nur wenigen, meistens mit drei spitzen Ausläufern versehen. Ihre Kerne sind länglich oval. Die den Blutinseln anhaftenden Sprossen pflegen mehrzellig zu sein, weiterhin verjüngen sie sich und setzen sich in dünnen einzelligen Fäden fort, die schliesslich spitz auslaufen. Die Bildung hohler Gefässräume schreitet von den Blutinseln nach den gröberen und von diesen nach den feineren Sprossen hin fort. Einzellige solide Sprossen, aus aneinandergereihten Zellen bestehend, können die Verbindung benachbarter Gefässwandungen herstellen. Durchweg findet man aber die freien Enden der Gefässsprossen von spitz auslaufenden Zellen gebildet. Auch Gabelungen von soliden Zellensprossen begegnet man vielfach.

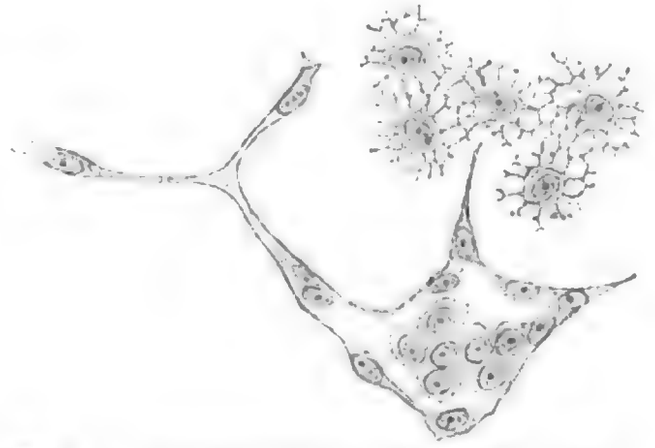


Fig. 80. Aus einem Flachschnitt von Torpedo Stufe *D*. Vergr. 500fach. Man sieht eine kleine Blutinsel mit abgehenden Gefässsprossen und darüber Mesenchymzellen.

Die oben geschilderten Eigenthümlichkeiten der Bestandtheile des Gefässkeimes sind derart, dass wenigstens an Flächenschnitten

Digitized by Google

eine Verwechselung mit den benachbarten Mesenchymzellen kaum mehr möglich ist (Fig. 80 u. 81). Diese haben minder gestreckte Kerne, zahlreichere Ausläufer, und sie bilden ein zwar engmaschiges

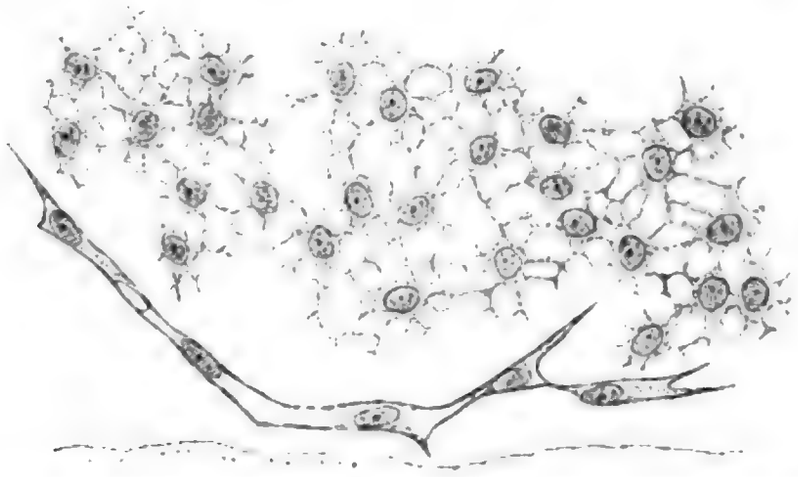


Fig. 81. Torpedo Stufe *E*. Flachschnitt. Vergr. 500fach. Zeigt gleichfalls den Gegensatz zwischen Gefässanlagen und Mesenchym.

aber loses Gerüst. Ueberall verfolgen die Gefässsprossen unabhängig vom überliegenden Mesenchym ihren Weg und die beiderlei Zellen treten unter einander nirgends in Verbindung.

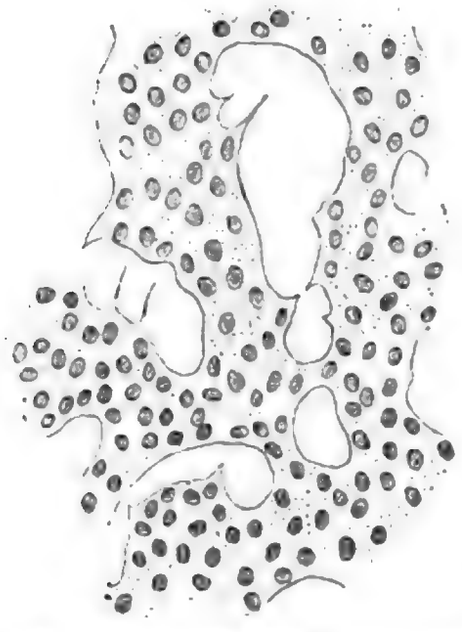


Fig. 82. Zellenstränge aus einem Flachschnitt vom Torpedokeim Stufe *C*. Vergr. 220fach. Vorläufer von Blutinseln.

Die Differenzirung des Gefässkeimes vom Randmesenchym scheint bis auf Stufe *B* zurückzureichen. Aus einem Torpedokeim von Stufe *C* habe ich Fig. 82 ein Stück eines Flachschnitts dargestellt, das breite in Zacken auslaufende Zellenstränge zeigt, die nach den sie trennenden Lücken hin glatt umgränzt sind. Von einer noch früheren Stufe *B* (Embryo 0,6 mm Länge) stammt der Schnitt, von dem Fig. 83 ein Stück darstellt. Auch hier liegen Zellenstränge vor, die sich nach auswärts durch eine glatte gemeinsame Gränzschicht umsäumen, während die Elemente nach einwärts noch zahlreiche, unter einander verbundene Fortsätze abgeben. Diese Bildungen scheinen Vorläufer von Blutinseln zu sein.

Noch sind einige Worte über die Beziehungen der Brut-

Digitized by Google

nester des Periblast zu den Blutinseln zu sagen. Das Aussehen der Brutnester im Flächenbild und bei mässigen Vergrösserungen erinnert sehr lebhaft an dasjenige von Gefässanlagen. Auch sie bilden von den Stufen *D* und *E* ab vielfach zackige Figuren und zum Theil sogar geschlossene Maschen. Die Formenähnlichkeit legt den Gedanken sehr nahe, solche zackige Brutnester als unmittelbare Vorläufer von Blutinseln und Gefässsprossen anzusehen. Man

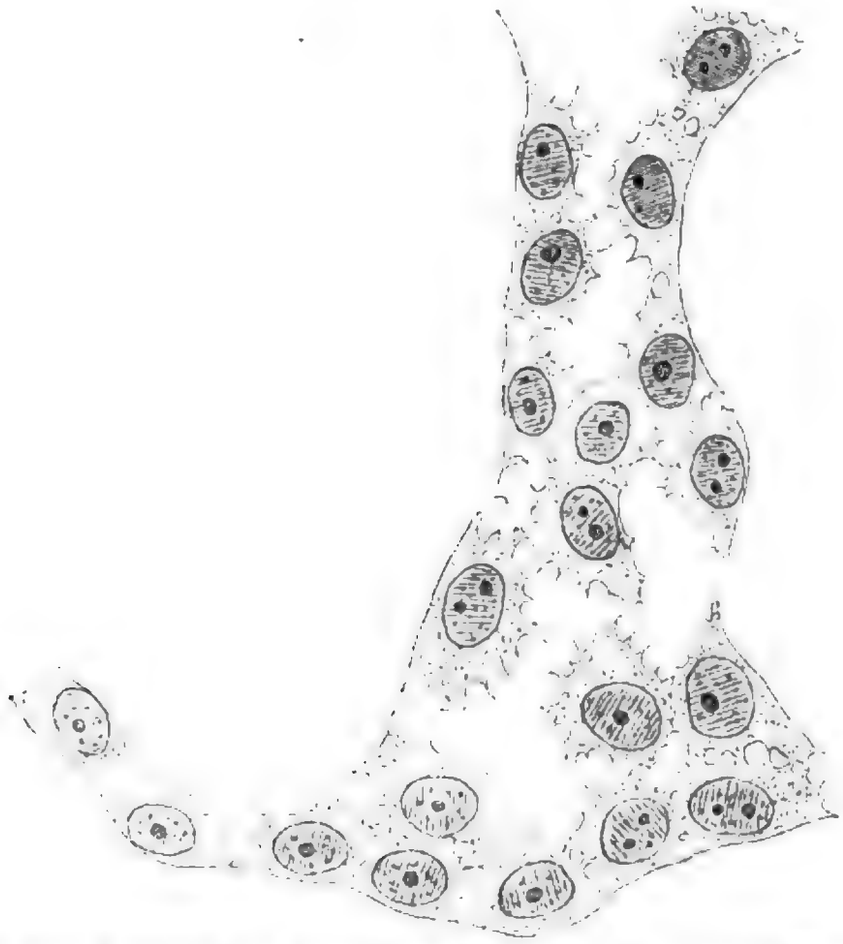


Fig 83. Aus einem Flachschnitt eines Torpedokeimes von Stufe *B*. Der gezeichnete Zellenstrang scheint Vorläufer einer Blutinsel zu sein. Vergr. 1000fach.

kommt indessen nicht über die äussere Aehnlichkeit der beiderlei Bildungen hinaus. Brutnester und Gefässanlagen liegen in verschiedenen Ebenen und sind von einander durch das Dotterendoderm geschieden. Der histologische Character ist bei beiden ein völlig verschiedener und dazu vertheilen sich die Brutnester durch den gesammten Periblast und sind auch in jenem mesodermfreien Gebiet reichlich vorhanden, das ich oben mit dem Proamnion höherer Wirbelthiere verglichen habe.

Digitized by Google

Der embryonale Mesoblast.

Meine Beobachtungen über die Bildung des embryonalen Mesoblast habe ich bei früherer Gelegenheit mitgetheilt.[1]) Im Thatsächlichen stimmen sie ja mit denen der übrigen Beobachter seit BALFOUR überein. In der Darstellungsform finden sich Abweichungen.

Während der Stufe *B* besteht der Darmendoblast, den dorsalwärts convexen Ausbiegungen der primitiven Darmrinne entlang aus zwei Schichten von theilweise lose gefügten Zellen. Zwei fortlaufende Gränzsäume fassen Anfangs die beiden Zellenschichten zu einem Ganzen zusammen. Weiterhin löst sich die obere Schicht als Mesoblastanlage von der unteren, wobei die Spaltungslinie zunächst unregelmässig zwischen den Zellen durchgeht.[2]) Von den ursprünglichen zwei Gränzsäumen ist der dorsale beim Mesoblast verblieben, der ventrale beim Endoderm.

Die klarsten Anschauungen über das Verhalten der Gränzsäume bei der Mesoblastbildung habe ich bei Haien (Scyllium und Pristiurus) bekommen. Bei Torpedo ist das Zellengefüge minder compact und dieser Unterschied macht sich auch während der nachfolgenden Stufen *C* und *D* geltend. Allein auch da, wo die

---

1) Im Aufsatz „Ueber mechan. Grundvorgänge" 1894 S. 64 ff.

2) Morphologisch ist vielleicht der Gegensatz von Divertikelbildung und Abspaltung nicht allzuhoch zu bewerthen. Ein Durchbruch der unteren Zellenschicht würde die eine Form in die andere überführen. Für die Abspaltung des Mesoblast ist als mechanische Bedingung die Bildung der dorsalwärts convexen Darmfalte das Wesentliche. Dieselbe Bedingung würde auch die Bildung von Darmdivertikeln einzuleiten haben. RABL's Abbildungen sind so gewählt, dass sie im Sinn der letzteren Annahme sprechen. RÜCKERT deutet in demselben Sinn die an Sagittalschnitten gewonnenen Anschauungen (Anatom. Anzeiger II 1887 S. 100 ff). Daneben hebt er aber ausdrücklich hervor, dass die Verhältnisse axialer Mesoblastbildung sich mehr den Angaben BALFOUR's gemäss vollziehen, der den Mesoblast durch eine solide Zellenwucherung des Hypoblast lateralwärts vom Chordaendoblast entstehen lässt. RÜCKERT's Beschreibung der Querschnitte weicht, wie mir scheint, von meiner eigenen nur unwesentlich ab, auch den Anschluss des medialen Mesoblastabschnittes an den Chordamesoblast hebt er besonders hervor. Beide haben nach meiner Darstellung einen gemeinsamen Gränzsaum. Auf das Vorhandensein von Gränzsäumen hat keiner der früheren Forscher Gewicht gelegt. — H. E. ZIEGLER zeichnet in seinem Aufsatze „Ueber den derzeitigen Stand der Coelomfrage" (Verh. der zoolog. Ges. 1898 S. 67) die einander zugekehrten Flächen des axialen Mesoblastes und des Darmendoderms beide glatt. Sein Bild differirt wesentlich von dem, was ich zur Zeit der Mesoblastablösung gesehen habe.

Digitized by Google

Zellen loser vertheilt sind, entspricht deren Form und Lagerung dem Vorhandensein einer gemeinsamen glatten Gränzfläche. Eine solche ist auch an der peristomalen Mesoblastanlage zu erkennen. Sehr dünne Schnitte von 3 oder 5 μ sind hierfür weniger günstig, als die etwas dickeren von 10 μ.

Der Mesoblast wächst durch Vermehrung seiner Zellen. Die Grundform seiner Zellen bleibt zunächst eine vorwiegend gedrungene, selbst dann, wenn, wie dies in den Kopfplatten von Torpedo der

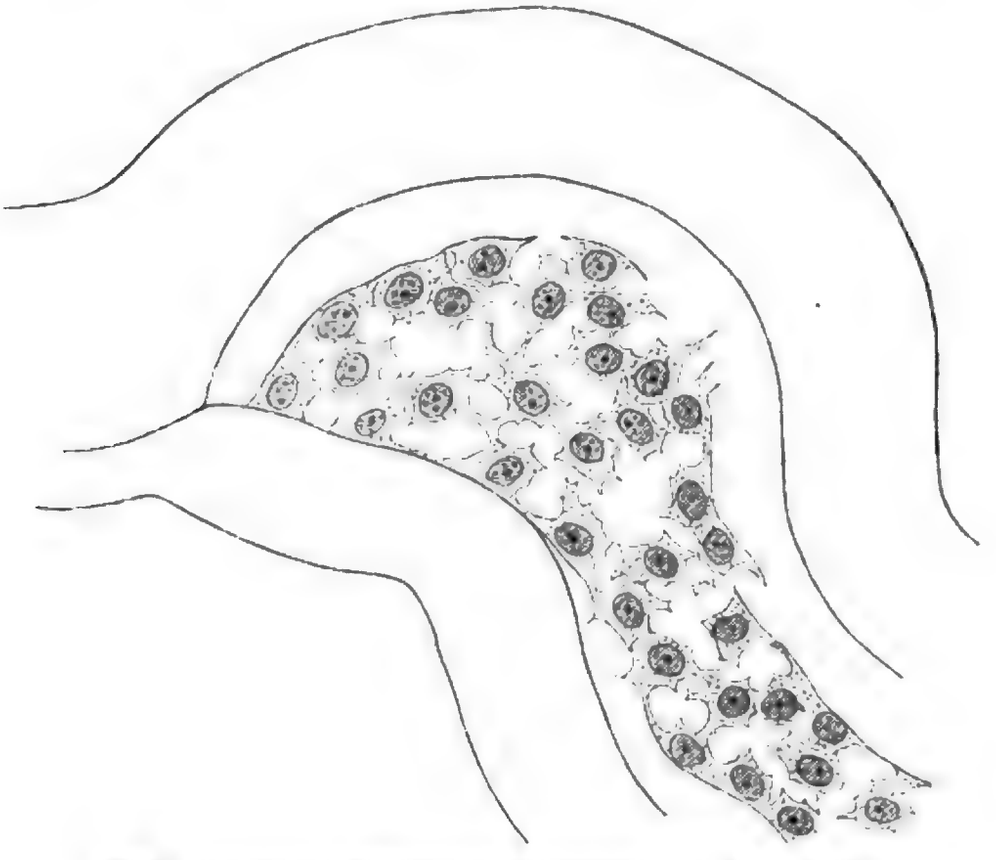


Fig. 84. Mesoblast des Hinterkopfes von Torpedo Stufe C. Vergr. 500fach.

Fall ist, der Aufbau des Mesoblast noch sehr lose ist. Ich verweise auf Figur 84, die einen Schnitt durch den Hinterkopf eines Torpedoembryo von Stufe *C* darstellt. Hier klaffen im Inneren der Urwirbelplatte unregelmässige, von einzelnen Zellen durchsetzte Räume. Die Aussenfläche der Platte ist ziemlich glatt, der Gränzsaum stellenweise unterbrochen. Ein Theil der peripherisch liegenden Zellen geht in spitze Fortsätze aus, die sich der Oberfläche der Platte glatt anlegen, andere Fortsätze überragen diese Fläche. Dies Verhalten weist darauf hin, dass den Zellen zwar ihre örtliche Stellung angewiesen ist, aus der sie nicht mehr aus-

Digitized by Google

wandern, dass sie aber hinsichtlich ihrer Form noch nicht zur Ruhe gelangt sind. Stellenweise können auch Ectodermzellen spitze Verlängerungen in den unterliegenden Raum vorschieben.

Bei fortschreitender Entwickelung verdichtet sich der Mesoblast mehr und mehr. In den Urwirbeln schwindet das innere Lückensystem, die Zellen ordnen sich strahlig, indem ihre Kerne einen Kranz bilden, der nach einwärts von den dicht zusammen-

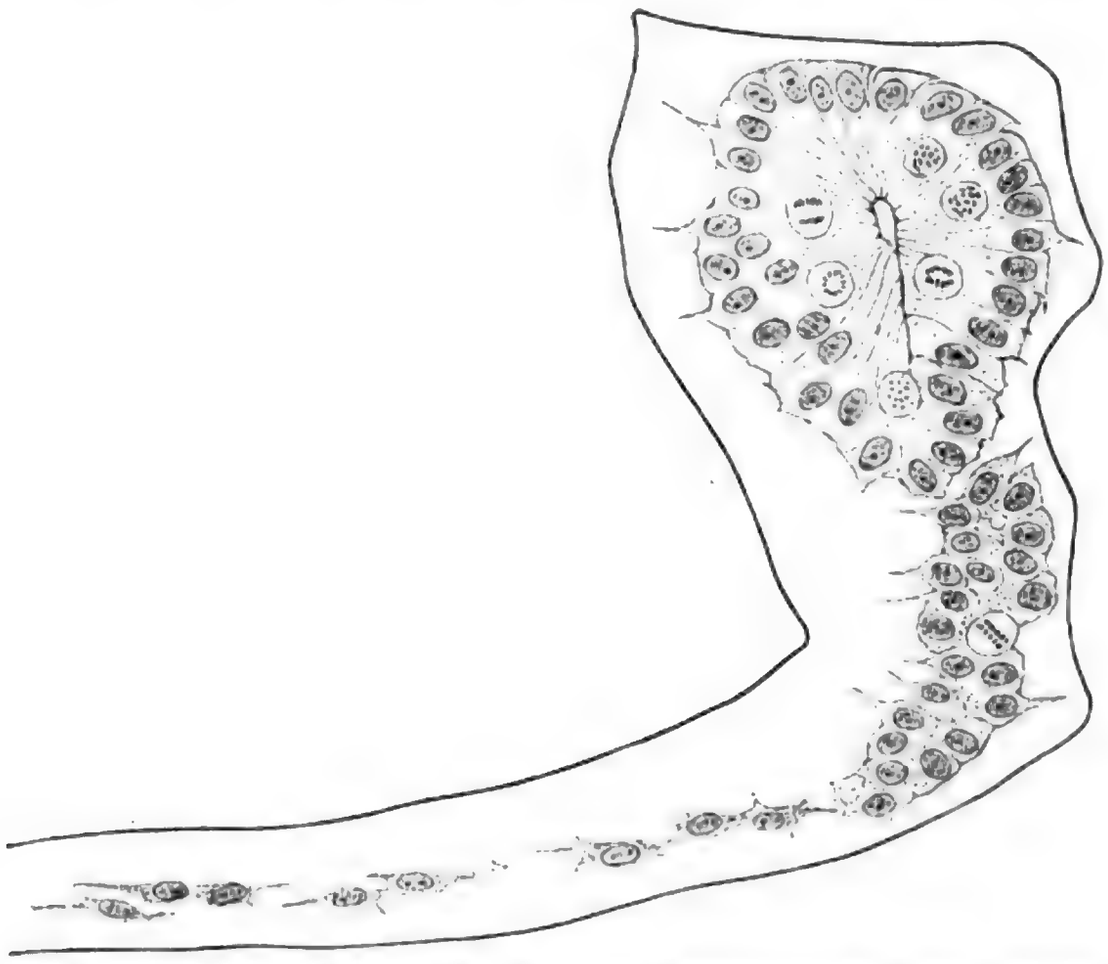


Fig. 85. Aus dem Hinterkopf von Torpedo, Stufe *D*. Die Zellen der Urwirbelplatte sind strahlig angeordnet, zwischen ihren inneren Enden liegen helle Keimzellen in Mitose. Die Seitenplatten enthalten im Allgemeinen zwei Zellenreihen, auch hier treten nach einwärts Keimzellen mit Mitosen auf. Die Oberfläche der Seitenplatten ist mit einzelnen spitzen Zellfortsätzen besetzt.

schliessenden Plasmakörpern überragt wird. Zwischen den inneren Zellenabschnitten liegen einzelne Keimzellen mit Mitosen (Fig. 85). Letztere Thatsache kann als Argument für die Deutung von RABL dienen, der das innere Ende der Urwirbelzellen für das freie, das äussere für das basale erklärt. RABL's Begründung geht von der Annahme aus, dass die Urwirbel ausgestülpte Darmdivertikel sind, eine Annahme, die in dieser Form für Selachier nicht zutrifft, da

Digitized by Google

der Darmendoblast nicht in seiner ganzen Dicke an der Mesoblastbildung Theil nimmt.

Von den Höhlungen des Mesoblast tritt das Coelom des Hinterkopfes (die Pericardialhöhle) zuerst auf (Fig. 86). Am ventralen Ende der Kopfplatten erscheinen einige Anfangs enge Lücken, die weiterhin zusammenfliessen und sich glatt umgränzen. Dabei bleibt die dorsale Hälfte der Kopfplatten noch ungespalten.

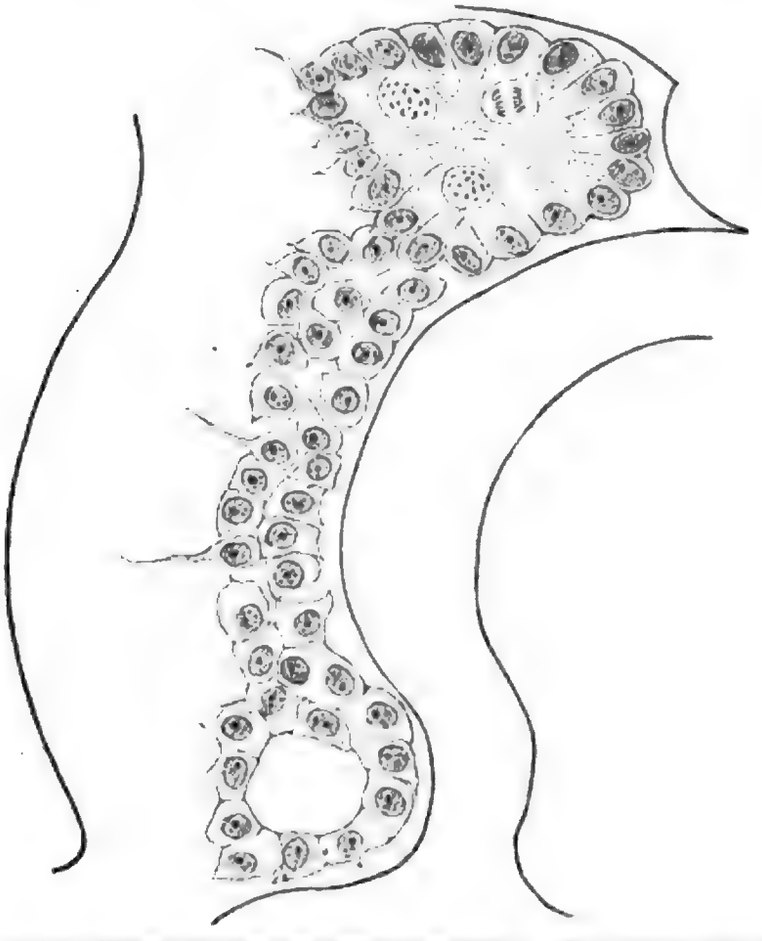


Fig. 86. Aus einem Hinterkopfschnitt von Torpedo von Stufe *D*. Der Schnitt zeigt den Beginn der Coelombildung. Vergr. 500fach.

Später, wenn die Urwirbelhöhlen auftreten, werden auch sie glatt eingesäumt. Von Stufe *E* ab überschreitet das Hinterkopfcoelom den Nabelrand und greift in den Aussenhof über (Fig. 87). Hier trifft es auf jene oben erwähnte Kette von Lückenräumen, die im anstossenden Randmesoderm entstanden sind. Indem diese Räume der Reihe nach in einander aufbrechen, entsteht die weite Pericardialhöhle.

Die Lücken in den Hinterkopfplatten, die auf dem Durchschnitt wie Gefässdurchschnitte aussehen, habe ich bei einer

Digitized by Google

früheren Gelegenheit nach ihrer durch Construction festgestellten Anordnung als Herzanlagen gedeutet.[1]) Es war dies ein Missverständniss, sie werden blos zur Pericardialhöhle. Das Herz bildet sich erst während der Stufen *F*—*G* aus der Splanchnopleura des Mesoblast. Seine Bildung erfolgt in eben der Weise, wie ich es vor Jahren beim Hühnchen beschrieben habe, derart dass der Bulbustheil als eine bilaterale Spalte zwischen der Splanchnopleura und dem Endoderm des Vorderdarms entsteht, der unpaarige Ventrikeltheil zwischen den einander zugekehrten Basalflächen

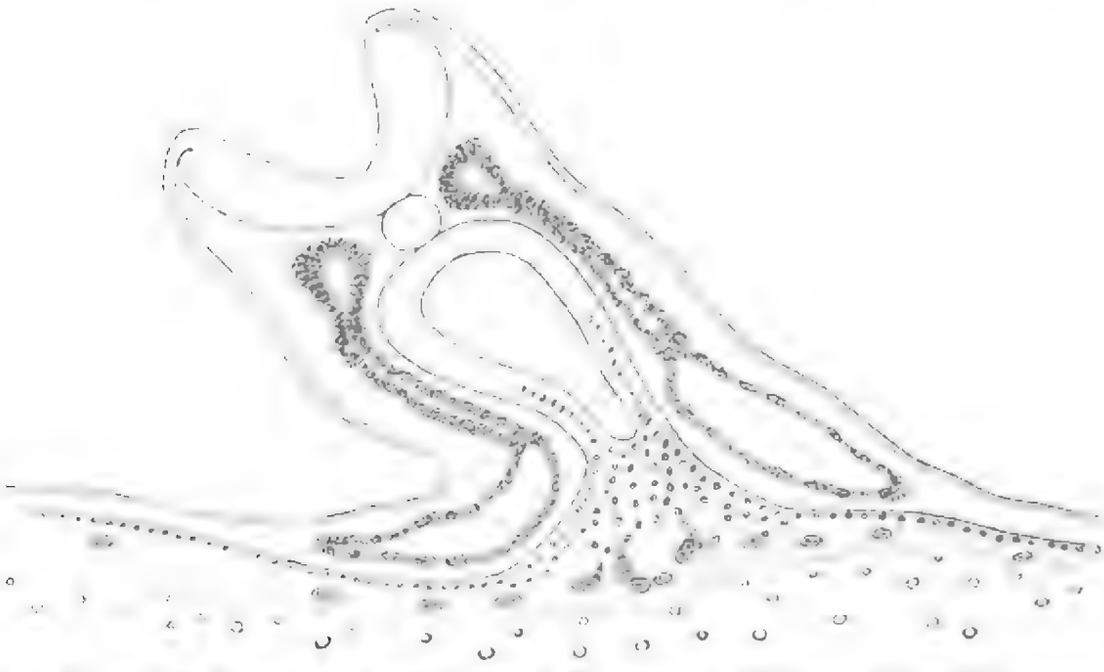


Fig. 87. Aus dem Hinterkopf von Torpedo, Stufe *E*. Vergr. 160fach. Das Coelom ist erheblich erweitert.

beider Splanchnopleuren und der Vorhofstheil paarig zwischen Splanchnopleura und Dottersackepithel.

Nach obiger Darstellung entsteht das Coelom in seinem embryonalen Theil zwischen den Seitenplatten des Mesoblast, im ausserembryonalen zwischen auseinanderweichenden Lamellen des ursprünglich einschichtigen Randmesoderms. Die Zellen der Seitenplatten sind im Allgemeinen radiär geschichtet, mit ihren längsten Durchmessern senkrecht zur Wandfläche, die Zellen des Randmesoderms liegen flach. Im Uebergangsgebiet schliessen sich die einen Formen an die anderen an.

Die Umgestaltung der Zellenformen im Mesoblast erfolgt allmählich, von den Urwirbeln aus nach den Seitenplatten hin fort-

1) Entwickelungsstufen junger Selachierembryonen 1894. S. 349 und Constructionsbilder Fig. 13—15.

Digitized by Google

schreitend. Zuerst verdichtet sich die medial gelegene Seite der Urwirbel, etwas später die an die Seitenplatten anstossende, und von den Seitenplatten sind es wiederum die medialwärts gelegenen Abschnitte, in denen sich die Zellen zuerst radiär stellen und dichter an einander anlegen. Hier sind die Zellen am höchsten, distalwärts nimmt deren Höhe ab, und nach der Richtung hin erscheinen demnach die Seitenplatten zugeschärft.

Zwischen dem der Höhlung zugekehrten freien und dem basalen Ende der embryonalen Mesoblastzellen besteht ein ausgesprochener Formunterschied. Schon bei den Urwirbeln gehen während einer gewissen Zeit die basalen Zellenenden in feine Spitzen über, die sich der Aussenfläche der Urwirbel entweder flach anlegen, oder diese frei überragen. Später glättet sich diese Aussenfläche (am ausgeprägtesten im mittleren Rumpftheil des Körpers), allein auch diese Glättung scheint mehr durch Umlegung der basalen Zellenenden als durch deren Abstumpfung bedingt. Bei den Seitenplatten legen sich die dem Coelom zugekehrten freien Zellenenden mit zunehmender Entwickelung glatt und unter Entwickelung einer gemeinsamen Gränzschicht an einander an. Die basalen Enden laufen dagegen in feine Spitzen aus, die Anfangs frei in den umgebenden Raum hervortreten, späterhin an der Bildung eines ausgedehnten Mesenchymgerüstes Theil nehmen. Beide Seitenplatten haben somit eine geschlossene freie und eine aufgelockerte basale Fläche, erstere ist dem Coelom zugekehrt, letztere bei der Somatopleura dem Hornblatt, bei der Splanchnopleura dem Darmepithel.

Die Bildung von Mesenchymgewebe aus dem Mesoblast.

In seiner grossen Arbeit über die Theorie des Mesoderms trennt Rabl bekanntlich die Bindesubstanz- und die Gefässanlagen sehr scharf von einander.[1]) Auch er lässt die letzteren ihren

1) Rabl, Theorie des Mesoderms in d. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII, S. 113 ff. „ich halte, so lange . ., an dem Satz fest, dass Endothel stets aus Endothel hervorgeht." In der ersten Abhandlung sind nachzusehen: SS. 16, 123, 132 und in der zweiten: S. 68 ff. Von sonstigen Arbeiten über die Mesenchymentwickelung bei Selachiern sind zu vergleichen: Rückert die Entstehung der Excretionsorgane in His u. Braune's Archiv 1888 S. 251 und H. E. Ziegler der Ursprung der mesenchym. Gewebe bei Selachiern. Arch. für mikr. An. B. 32, S. 378. — Völlig abweichend von allen anderen Darstellungen der Herz- und Gefässbildung lautet

eigenen Weg verfolgen; wie er sich ausdrückt, so entsteht Endothel nur aus Endothel. Die Herkunft der Gefässanlagen lässt er aber im Dunkeln, und RÜCKERT's Angabe über ein peripheres (blutbildendes) Mesoderm am Vorderrand des Keimes stellt er in Abrede und erklärt sie, ohne jegliche Begründung, für das Ergebniss einer Verwechselung.

RABL zählt folgende Quellen der Bindesubstanzbildung auf: für das axiale Bindegewebe die von der medialen Urwirbelwand ausgehenden Sklerotome, für das viscerale die Splanchnopleura, für das dermale die Somatopleura mit Einschluss der (als Hautfaserblatt bezeichneten) Aussenplatte der Urwirbel. Nirgend ist nach RABL von einer Betheiligung der Gefässwände an der Bildung von Bindegewebe die Rede. An allen den genannten Stellen geht die Bindesubstanz aus Epithelien hervor, entweder durch Theilung der Zellen senkrecht zur Oberfläche oder durch Faltenbildung oder, wie bei den Urwirbeln, durch Auflösung der Schichten.

Das Ergebniss eingehender Arbeit und, wie ich nicht leugnen kann, schwerer innerer Kämpfe ist bei mir das, dass ich RABL hinsichtlich der Trennung der Gefäss- und der Bindesubstanzanlagen recht geben muss, und dass ich nunmehr dieselben Quellen der Bindesubstanzbildung anerkenne, wie er. Von

---

die von C. K. HOFFMANN gegebene. Danach sollen bei Acanthias die Endothelröhren des Herzens und der Aorten als unmittelbare Ausbuchtungen des Darmepithels entstehen. (Zur Entwg. d. Herzens und der Blutgef. bei den Selachiern 1893. Morphol. Jahrb. XIX. 593). Schon vor C. RABL hat es Forscher gegeben, welche die Gefäss- und die Mesenchymanlagen von einander gesondert haben, in erster Linie ist KÖLLIKER zu nennen, der einerseits für das Hereinwachsen der Blutgefässe in den Embryo, andererseits für die Bildung der Bindesubstanzen aus Urwirbeln und Seitenplatten stets eingetreten ist. So hat er schon in seiner Entwickelungsgeschichte von 1879 (S. 389) in Betreff der Bindesubstanzen die Ansicht vertreten, dass sie in allen Primitivorganen des Mesoblast in loco entstehen, und in seinen Lebenserinnerungen (S. 292) hebt er nochmals ausdrücklich hervor, dass sie „ohne Mitbetheiligung der Blutgefässe oder des Blutes" entstehen. Immerhin giebt er an, dass ausser der Bindesubstanz, die aus den embryonalen Primitivorganen hervorgeht, beim Hühnchen auch die Bindesubstanz der Area vasculosa mit den Gefässsprossen in den Embryo hineinzureichen und einen Theil der späteren lockeren interstitiellen Bindesubstanz zu erzeugen scheint. Auch BONNET sagt an einer Stelle (His u. Braune's Archiv 1889 S. 54), dass die Gefässe erst nachträglich in das Mesenchym hineinwachsen. Andererseits lässt er indessen die Gefässe aus Mesenchym entstehen und erklärt auch das Blut als ein Product der embryonalen Bindesubstanz. Jedenfalls ist kein Forscher mit derselben Schärfe und Consequenz für das Princip von der getrennten Entstehung von Gefäss- und Bindegewebe eingetreten wie C. RABL.

Digitized by Google

untergeordneten Differenzen der Auffassung kann ich hier absehen, und auch die Frage, ob man die Mesoblastschichten als Epithelien bezeichnen dürfe, verspare ich auf später. Natürlich habe auch ich bei Selachiern und bei anderen Wirbelthieren von früh ab dieselben Bilder gesehen, auf die KÖLLIKER, RABL, RÜCKERT u. A. ihre Ueberzeugung von der Herkunft von Bindesubstanzen aus dem Mesoblast begründet haben. Ich habe sie aber anders gedeutet, weil ich unter dem Druck der scheinbar so fest stehenden Lehre von der Zusammengehörigkeit von Capillar- und Bindegewebe gestanden habe. Das Hereinwachsen der Blutgefässe in den Embryo war für mich und ist mir noch heute eine feststehende Thatsache. Was von den Blutgefässen galt, so nahm ich an, musste auch vom Bindegewebe gelten; und so musste ich an mir selber erfahren, dass der Glaube blind macht.

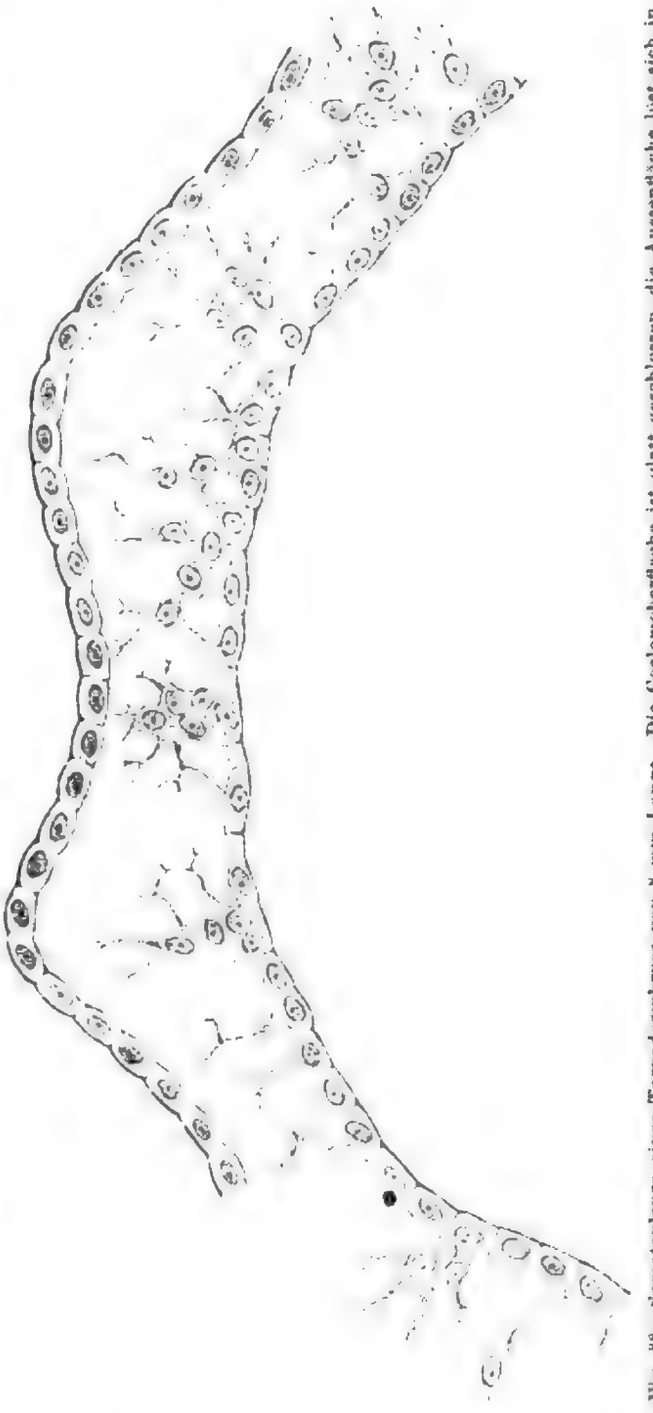


Fig. 88. Somatopleura eines Torpedoembryos von 8 mm Länge. Die Coelomoberfläche ist glatt geschlossen, die Aussenfläche löst sich in ein Mesenchymgerüst auf.

Das Verhalten der Somatopleura hat mir zuerst zu einer klaren Anschauung von der Herkunft von Mesenchymgerüsten aus Mesoblastzellen verholfen. Hier sind, im Gegensatz zum splanchnischen und zum axialen Gebiet, zur Zeit des ersten Auftretens von Zellengerüsten noch keine Gefässanlagen

Digitized by Google

vorhanden. Die Gerüste stammen nachweisbar aus den an das Coelom angränzenden Zellen, und man kann in der Folge schrittweise deren zunehmende Ausbildung von der dorsalen nach der ventralen Seite hin verfolgen. Als Beispiel gebe ich Figur 88 den Durchschnitt durch die Rumpfwand eines Torpedoembryos von 8 mm Länge. Die linke Seite entspricht dem ventralen, die rechte dem dorsalen Schnittende. Die das Coelom begränzenden Zellen sind an der gezeichneten Strecke etwas abgeflacht und sie bilden eine dicht-

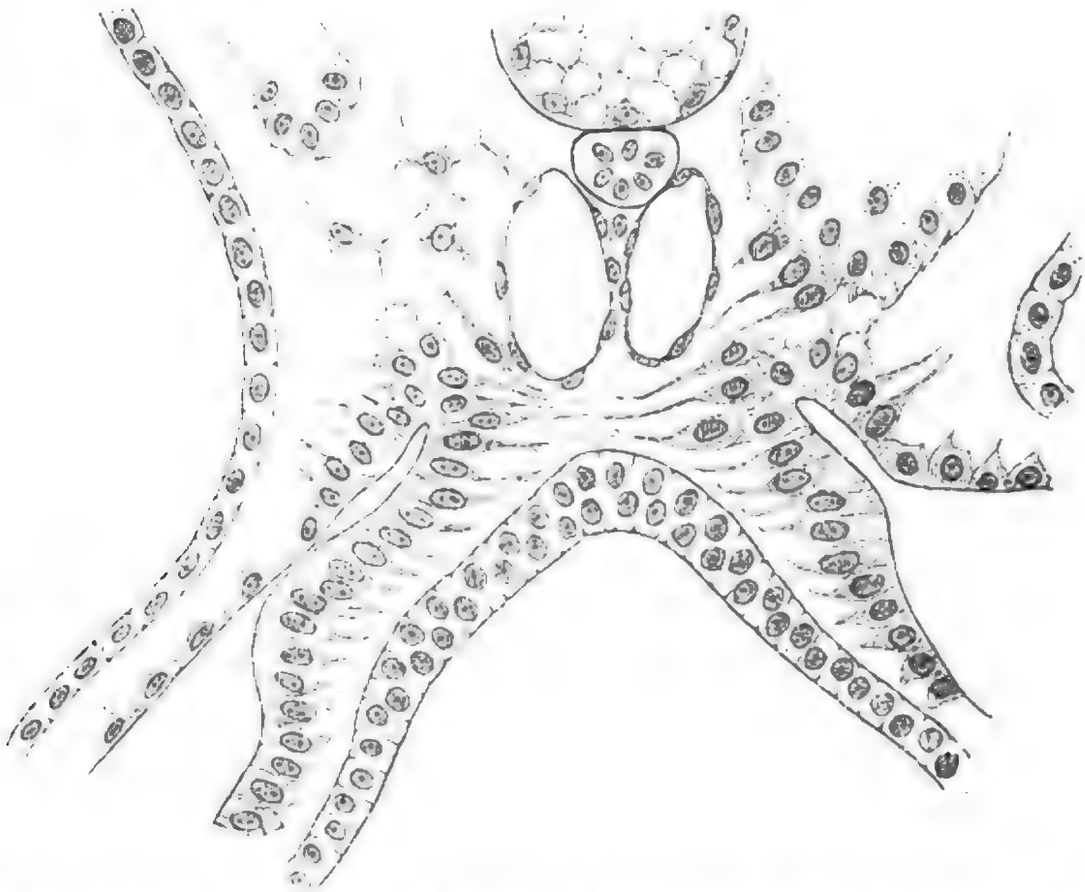


Fig. 89. Querschnitt durch den Rumpf von Torpedo von $3^1/_2$ mm Länge, zeigt die äusseren Fortsätze der Somatopleurazellen und die inneren der Zellen der Splanchnopleura. Vergr. 500fach.

geschlossene Schicht, das Coelomendothel. Nach auswärts senden die meisten Zellen dünne Fortsätze aus, die sich verzweigen und an der Bildung eines zarten Fadengerüstes theilnehmen können. Dazwischen liegen kleine Zellennester, die mit ihrer Basis der Endothelplatte aufsitzen, im Uebrigen aber in den subepidermoidalen Raum frei und mit verzweigten, theilweise zu Gerüsten verbundenen Ausläufern hineinragen. Im dorsalen Theil des Schnittes werden diese Zellennester grösser, die von ihnen ausgehenden Gerüste reichlicher und dichter, und jenseits von der

Digitized by Google

in Figur 88 gezeichneten Strecke folgt ein Gebiet, in dem der gesammte zwischen Epidermis und Endothel liegende Spaltraum vom Mesenchymgerüst durchsetzt wird. Auf etwas jüngeren Stufen ist die Anordnung der embryonalen Mesenchymanlage noch erheblich einfacher. Als Beispiel verweise ich auf Fig. 89 bei der sowohl in der Splanchno- als in der Somatopleura die Fortsätze der basalen Zellenfläche bis auf wenige Ausnahmen noch unverzweigt und in den ventralen Abschnitten auch nur kurz sind. Es ist hervorzuheben, dass weder in der Leibeswand noch in der Darmwand frei gelagerte Zellen, die als Wanderzellen zu deuten wären, auftreten. Was von Zellen neu hinzukommt, bildet sofort einen Theil des allgemeinen Gerüstes. Der Vorgang ist demnach so zu verstehen, dass bei erfolgender Kerntheilung die zugehörigen Plasmagebiete nur unvollständig getrennt und somit gleich zu Bestandtheilen des allgemeinen Gerüstes werden. Im Uebrigen zeigt das Verhalten der zuerst auftretenden einfachen Ausläufer und deren gabelartige Theilung, dass ein Theil der Gerüstfasern durch secundäre Verschmelzung von Protoplasmafortsätzen zu Stande kommt.

Aehnlich, wie in der Leibeswand vollzieht sich die Entwickelung des Zellengerüstes in der Wand des Eingeweiderohres. Auch hier beginnt der Prozess mit dem Hervortreiben einzelner fadenförmiger Fortsätze seitens der Splanchnopleurazellen. Die Fortsätze verbinden sich zu flächenhaft ausgebreiteten Gerüsten, dann lösen sich zuerst einzelne, weiterhin aber reichlichere Mengen von Zellkörpern von der Splanchnopleura ab und treten in das intermediäre Zellengerüst ein.

Das Verhalten der Eingeweidewand differirt von dem der Leibeswand darin, dass das Eindringen von Gefässsprossen dem des Mesenchymgerüstes vorausgeht. Dabei können die Ausbreitung des Bindesubstanzgerüstes durch vorhandene Gefässe mehr oder minder eingeengt sein und seine Elemente in den intervasculären Zwischenräumen zusammengedrängt werden. Sie können dabei bis dicht an die Capillarwandung reichen, gehen aber in der That mit der letzteren keine Verbindung ein.

Hinsichtlich der Bildung des axialen Mesenchyms habe ich den Darstellungen von Rabl und von Rückert Nichts beizufügen, ich habe die von diesen Forschern geschilderten Verhältnisse, die Bildung der Sklerotomdivertikel an der medialen Urwirbelwand,

Digitized by Google

deren Auflockerung und Uebergang in Mesenchym, sowie die in ziemlich später Zeit erfolgende Auflösung der äusseren Urwirbelschicht durchweg bestätigen können. Die Verhältnisse im axialen Gebiet sind im Allgemeinen weniger übersichtlich zu verfolgen, als die im dermalen und splanchnischen. Einestheils ist das betreffende Raumgebiet eng und es reicht dicht an die Aorten heran, anderentheils treffen die Querschnitte durch die Urwirbel deren Zellen abwechselnd der Länge nach, oder schräg oder quer, und dazwischen treffen sie intersegmentales Gebiet.

Das Auftreten der ersten Blutgefässe im Embryo.

Die ersten Capillaranlagen erscheinen bei Torpedo von Stufe *F* ab in Form von soliden Sprossen und von sehr engen Röhren, die in der Spalte zwischen Splanchnopleura und Darmendoderm auftreten. Sie gehen von Gefässen des Aussenhofes aus und endigen zunächst ventralwärts von der Chorda in zwei dünnen Längssträngen oder feinen Röhren, den Anlagen der absteigenden Aorten (Fig. 90). Diese Gefässanlagen sind schon von RABL, sowie von RÜCKERT gesehen und abgebildet worden. RABL spricht sich etwas vorsichtig über deren Herkunft aus, ist indessen geneigt, sie auf Auswüchse bereits vorhandener Gefässanlagen zurückzuführen, wogegen sie RÜCKERT theils aus dem Endoblast der Darmwand, theils aus der Splanchnopleura als freie Zellen entstehen lässt. Ich selber stehe auf dem Standpunkt, dass ich die ersten embryonalen Gefässanlagen mit Inbegriff des Herzendothels von Sprossen des Gefässkeimes ableite, gerade so wie ich dies s. Z. für das Hühnchen gethan habe.

RÜCKERT stellt meine Parablastlehre so dar, dass ich das Zellenmaterial für die Gefässanlagen und das Bindegewebe „aus dem Nahrungsdotter" entstehen und von da in den Embryo „einwandern" lasse. Diese Angaben sind, selbst bei Zugrundelegung meiner Monographie vom Jahre 1868, beide nicht correct. Ich habe die Parablastzellen nicht aus dem Nahrungsdotter entstehen lassen, sondern aus dem Keimwall, als einem Gewebe organisirter Natur. Die Gefässanlagen habe ich aber nicht in den Embryo „einwandern", sondern „hereinwachsen" oder „hereinsprossen" lassen. (l. c. S. 83, S. 175 u. S. 201). Dieses Hereinwachsen der Gefässanlagen lässt sich, wie ich damals dargethan habe, an flach

Digitized by Google

ausgebreiteten Hühnchenkeimen schrittweise verfolgen. Wo nur Anlagen auftreten, da erscheinen sie als Anfangs solide, weiterhin hohl werdende spitze Sprossen, die von der Wand von bereits vorhandenen Gefässen centralwärts vordringen. Das Hereinwachsen der Blutgefässe von der Peripherie her ist schon vom Jahr 1879 ab vom mächtigsten Gegner der Parablastlehre, von Kölliker bestätigt[1]) und neuerdings noch in seinen Lebenserinnerungen genau in der

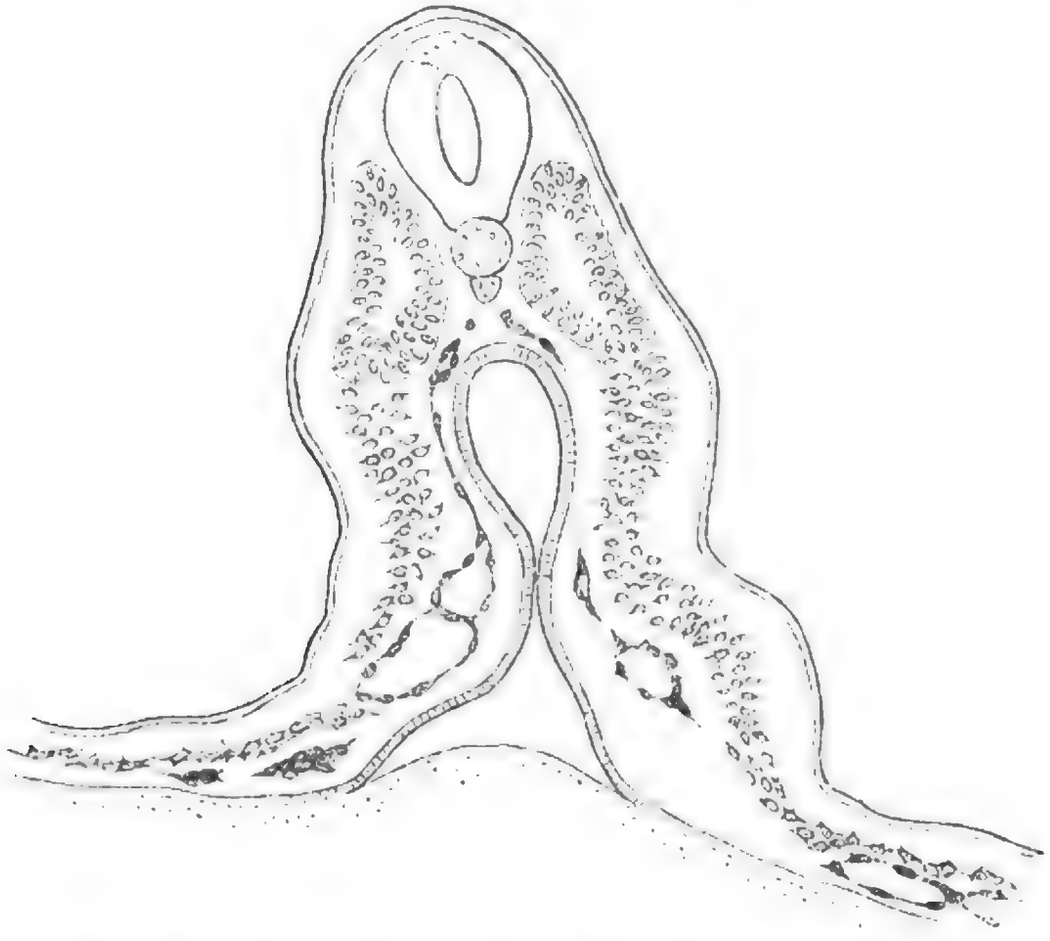


Fig. 90. Querschnitt durch einen Torpedoembryo von Stufe *F*, am Eingang in den Vorderdarm. Vergr. 160fach. Man sieht jederseits Gefässanlagen, die zwischen Splanchnopleura und Darmendoderm völlig isolirt dorsalwärts laufen. Von den Aortenanlagen zeigt die eine eine kleine Lichtung, die andere ist noch solid.

von mir vertretenen Weise beschrieben worden. Zwar beanstandet Kölliker, gleich Rückert, das Wort „Gefässblatt", dies ist indessen eine rein sprachliche Differenz. Im Uebrigen drückt er sich so aus: „Die ersten Blutgefässe und die ersten Blutzellen entstehen nicht in einem besonderen primitiven Blatt, das in altem Sinn etwa Gefässblatt genannt werden könnte, sondern im peripherischen

1) Kölliker, Entwgsch. d. Menschen und der höheren Thiere 2. Auflage. Leipzig 1879. S. 180ff.

Digitized by Google

Theil des mittleren Keimblattes, beim Hühnchen im Bereich des medianen Theiles der Area opaca und in den hinteren Theilen der Area pellucida. Von hier aus wachsen, wie HIS zuerst nachgewiesen hat, die Gefässanlagen theils in der Darmfaserplatte und zwischen dieser und dem Endoblast, theils in der Hautplatte (HIS, KÖLLIKER) in den Embryo hinein, und aus diesen Wucherungen gehen alle und jede Gefässe des embryonalen Leibes hervor, indem im Embryo selbst keine soliden Zellenstränge nach dem Typus des Fruchthofes entstehen. Dieses Weiterwuchern der Gefässe geht von den schon gebildeten Endothelröhren aus, deren Elemente durch Vermehrung immer neue Gefässsprossen erzeugen, die fortwährend in Verbindung treten und so das Gefässnetz vergrössern. Diese Sprossen sind Anfangs als mehrzellige, solide Ausläufer fertiger Endothelröhren zu denken, später als spitze Ausläufer einzelner Endothelzellen. Die Blutbildung anlangend ist keine Thatsache bekannt, welche bewiese, dass auch später noch Blutzellen im Innern von Gefässanlagen sich bilden, wie im Fruchthof."

Ueberall wo wir Gelegenheit haben, in normalen oder in pathologischen Geweben die Entwickelung von Blutgefässen zu verfolgen, begegnen wir derselben Bildungsweise. Von der Wand bereits vorhandener Gefässe aus bilden sich zunächst spitz auslaufende, solide Sprossen, die aus wenigen, der Länge nach verbundenen, oder aus einzelnen gestreckten Zellen bestehen. Die Aushöhlung dieser Sprossen schreitet von den bereits vorhandenen Gefässräumen aus gegen die Enden hin fort. Durch Verbindung benachbarter Sprossen oder durch Begegnung mit bereits ausgebildeten Capillaren entstehen Gefässmaschen. Diese Verhältnisse sind so bekannt, dass sie in den Lehrbüchern der normalen und der pathologischen Histologie völlig übereinstimmend dargestellt werden.[1])

Im Selachierkeim begegnen wir, wie oben gezeigt wurde, den Capillarsprossen zuerst im peripherisch liegenden Theil des Gefäss-

1) Meine ersten eigenen Anschauungen über die Neubildung von Capillaren hatte ich Gelegenheit an entzündeten Hornhäuten zu gewinnen (Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der Hornhaut. Basel 1856. S. 93 ff. und Taf. V). Später vermochte ich dann das Hereinwachsen der Gefässsprossen in das embryonale Gehirn und Rückenmark nachzuweisen (Programm über die Häute und Höhlen 1865. S. 15). Daran schlossen sich 1868 die Erfahrungen über die Gefässbildung in der Hühnerkeimscheibe an.

Digitized by Google

blattes. Hier schliessen sie sich an die schon von den Stufen *D* und *E* ab sich ausbildenden Blutinseln und deren Verbindungsnetze an. Es ist zu erwarten, dass die Ausbreitung der Gefässanlagen nach dem Embryo hin nach denselben Gesetzen vor sich gehen wird, die wir als allgemein gültige kennen, d. h. dass aus den zuerst vorhandenen Gefässen neue hervorsprossen und allmählig ihren Weg durch die vorhandenen Spalträume hindurch finden werden. Die an Schnittpräparaten zu machenden Beobachtungen schliessen sich dieser Vorstellungsweise durchweg an. Im Embryo erscheinen die ersten Gefässanlagen in der Wand des Darmnabels zwischen Splanchnopleura und Endoderm, anfangs als sehr unscheinbare Gebilde, weiterhin als enge Röhren. Zu der Zeit sind ausserhalb des Embryo schon weite Gefässräume vorhanden, und auch solche Stellen sind unschwer zu finden, an denen die embryonalen Sprossen mit extraembryonalen Gefässen zusammenhängen. Andererseits lassen sich feine Zellenstränge von der Seitenwand des Darmes aus dorsalwärts bis zu den noch soliden, oder eben erst hohl werdenden Aorten hin verfolgen (Fig. 90).

Rückert, der gute Beschreibungen von den frühesten Gefäss- und Herzendothelanlagen auf Querschnitten giebt, erschliesst aus seinen Präparaten, dass die Gefässzellen lokal und zwar aus zwei verschiedenen Quellen her orgehen, aus dem Endoblast der Darmwandung und dem den Darm umhüllenden Mesoblast; der letztere liefert sowohl aus seinem Urwirbel- als aus seinem Seitenplattentheil Gefässzellen. Diese sollen sich einzeln von ihrer Mutterschicht ablösen und secundär zu Gefässsträngen zusammen treten. Schon Rabl[1]) ist der Vorstellungsweise von Rückert entgegengetreten und hat in sehr klarer Weise auseinandergesetzt, wie unsicher sie begründet ist, da sie nur auf der Deutung von Querschnittsbildern beruht. Nach meiner soeben ausgedrückten Ueberzeugung sprechen auch die Querschnittsbilder dafür, dass die Gefässbildung im Leibe der Selachierembryonen nach den bekannten Gesetzen vor sich geht.

Allgemeines über Mesenchym, Protenchym und Endothel.

Mit der Erkenntniss, die wir Rabl verdanken, dass die Anlagen der Gefässe und die des Mesenchyms streng auseinander zu

1) Rabl l. c. S. 113 ff.

Digitized by Google

halten sind, und dass die letzteren grossentheils aus den Schichten des Mesoblast hervorgehen, erwachsen uns neue Gesichtspunkte, aber auch mancherlei neue Fragen.

Zunächst kommt die sprachliche Frage: inwieweit dürfen wir das Wort Mesenchym beibehalten? In seinen Elementen der Entwickelungslehre lässt O. HERTWIG die Mesenchymkeime dadurch entstehen, dass Zellen aus dem Verband der Keimblätter ausscheiden und als Wanderzellen in den Spaltraum zwischen den vier Keimblättern eindringen und sich in ihm ausbreiten. Keimblätter und Mesenchymkeim (Zwischenblatt) zeigen in der Art ihrer Entstehung einen Gegensatz. Erstere entwickeln sich durch Faltungen der Keimblasenwand, letzterer durch Auswanderung isolirter Zellen aus bestimmten Bezirken der Keimblätter.[1]) —

Die HERTWIG'sche Bezeichnung ist so glücklich gewählt, und sie hat auch so allgemeine Verbreitung gefunden, dass es gerechtfertigt erscheint sie in histologischem Sinn auch da zu brauchen, wo die von HERTWIG gegebene Ableitung aus isolirten Wanderzellen nicht zutrifft. Wie wir oben gesehen haben, entstehen embryonale Mesenchyme durch stellenweise Auflockerung der Mesoblastschichten. Dabei werden zwar zahlreiche neue Zellen gebildet, diese treten aber aus dem ursprünglichen Verband nicht frei heraus, es scheint überhaupt nicht zu vollen Zellentheilungen zu kommen.

Das embryonale Mesenchym ist die Anlage der Bindesubstanzen und der glatten Musculatur, es stellt somit ein histologisch bereits differenzirtes Gewebsmaterial dar. Dagegen ist das mesenchym-

1) O. HERTWIG, Elemente der Entwickelungslehre 1900. S. 115. Etwas ausführlicher lautet die Darstellung in seinem Zellenbuche: „Mesenchym entsteht dadurch, dass von der Basalfläche der Epithellamellen in die zwischen ihnen gelegenen Räume und Spalten, welche von der Keimblasenhöhle abstammen, eine sehr wasserreiche gallertartige Grundsubstanz abgeschieden wird, und dass dann aus bestimmten Bezirken der Keimblätter einzelne Zellen einwandern, welche aus dem epithelialen Verband sich frei und selbstständig machen." „Bei den verschiedenen Thierstämmen wird das Mesenchym zu sehr verschiedenen Zeiten der embryonalen Entwickelung gebildet, bei den Echinodermen z. B. schon auf dem Keimblasenstadium. Es wird bei ihnen zuerst in den Hohlraum der Keimblase eine homogene, weiche Substanz, der Gallertkern von den Epithelzellen ausgeschieden. In ihn wandern dann aus einem kleinen Bezirk des Epithels mehrere Zellen ein, indem sie ihren epithelialen Character verlieren und nach Art von Lymphkörperchen Fortsätze ausstrecken. Sie verbreiten sich bald als Wanderzellen überall in der Gallerte. Bei den Wirbelthieren geschieht die Mesenchymbildung erst auf späteren Stadien, wenn schon die Zahl der Keimblätter sich auf 2 oder 4 erhöht hat."

Digitized by Google

ähnliche Zellengerüst des Dotterendoblastes histologisch noch undifferenzirt, aus ihm werden in der Folge Dottersackepithel, Gefäss- und Bindesubstanzanlagen. Für dies mesenchymähnliche, aus undifferenzirten Plasmagerüsten bestehende Material schlage ich den Namen Protenchym vor. Mesenchymähnlichen Geweben begegnen wir auch in frühen Anlagen von Mesoblastgebilden, in den Kopfplatten, den Urwirbeln und den Seitenplatten. Auch diese Anlagen können vorübergehend den Character verzweigter Zellengerüste tragen, und so lange dies der Fall ist, können wir auch sie als protenchymatös bezeichnen.

Eine Grundbedingung für die Entwickelung von Mesenchym ist offenbar das Vorhandensein freier Räume, in denen die Zellengerüste sich auszubreiten vermögen. Aber, wie sich bei der Coelombildung zeigt, so wird nicht jeder freie Raum von Mesenchymgerüsten durchsetzt. Hier scheint in der That jener Gegensatz von basaler und freier Zellenfläche eine Rolle zu spielen, auf den Hatschek und Rabl ein besonderes Gewicht gelegt haben. Die der Coelomspalte zugekehrte freie Fläche beider Mesoblastschichten bewahrt ihr geschlossenes Gefüge und, indem sie sich glättet, wird sie, insoweit sie nicht an der Bildung des Urogenitalapparates betheiligt ist, zum Endothel des serösen Raumes.

Die Bezeichnung Endothel für die Bekleidung der mesoblastischen Binnenhöhlen des Körpers ist neuerdings von sehr angesehenen Forschern beanstandet und verworfen worden, so von Marchand in seinem in München gehaltenen Vortrage[1]) und selbst von Waldeyer.[2]) Ich selber sehe keinen Grund ein, das Wort Endothel fallen zu lassen. Ganz abgesehen von der nur unvollkommen zutreffenden Coelomtheorie zeigt im Gegentheil gerade die oben besprochene Entstehungsweise des Mesenchymgerüstes, dass die den serösen Raum bekleidenden Zellen zu den anstossenden Bindesubstanzen in einem ganz anderen Verhältniss stehen als die typischen Epithelien. Sie sind deren ursprüngliche Bildungsschicht gewesen, sie haben den einheitlichen Zusammenhang mit ihnen niemals aufgegeben und erscheinen auch im reifen Zustand als ihre freie Wandfläche. Die ächten Epithelien liegen den Binde-

1) Marchand (Virchow's Archiv). Verh. d. d. pathol. Gesellschaft II S. 52 ff. 1899.

2) Waldeyer, Kittsubstanz und Grundsubstanz, Epithel und Endothel im Volume jubilaire de la Société de Biologie. Paris 1899. S. 351 ff.

Digitized by Google

substanzen nur äusserlich an und stehen mit ihnen in keiner genetischen Beziehung. Bei beiden epithelialen Gränzblättern ist die basale Fläche ursprünglich frei, d. h. sie ist einem von geformten Bestandtheilen nicht erfüllten Spaltraume zugekehrt. Nur allmählich rücken die mesenchymatösen Bindesubstanzanlagen näher an die betreffenden Epitheldecken heran und schmiegen sich schliesslich diesen mit glatter Gränzschicht an.

Mit Rücksicht auf die Endothelfrage kann ich im Grund wieder an die Auffassung anknüpfen, die ich vor 35 Jahren bei Abfassung meines Programms „über die Häute und Höhlen des Körpers" vertreten hatte. Damals schrieb ich[1]): „Alle die Zellenschichten, die den Binnenräumen des mittleren Keimblattes zugekehrt sind, zeigen unter sich so viel Gemeinsames, und sie differiren von der ersten Zeit ihres Auftretens an so erheblich von den Zellenschichten, die aus den beiden Gränzblättern hervorgegangen sind, dass man im Interesse physiologischen Verständnisses wohl thun wird, sie von diesen durch eine besondere Bezeichnung zu scheiden, sei es, dass man sie als unächte Epithelien den ächten gegenüber stellt, sei es, dass man sie Endothelien nennt, um mit dem Wort ihre Beziehung zu den inneren Körperflächen auszudrücken." Sehe ich ab von den einer weiteren Aufklärung bedürftigen Epithelanlagen des Genitalapparates, so erscheint der oben wiedergegebene Satz noch heute als zutreffend.

Der von mir von Anfang ab betonte physiologische Gegensatz im Verhalten von epithelial und von endothelial bekleideten Flächen ist von anderer Seite her wenig beachtet worden, und doch glaube ich noch heute darauf ein besonderes Gewicht legen zu sollen. Ich hatte s. Z. hervorgehoben: das selbstständige Flächenwachsthum epithelialer Schichten, das einestheils zur Bildung von Falten und Auswüchsen und anderentheils zu der von Drüsen und anderweitigen abgelösten Organen (Linse, Gehörblase u. s. w.) führt. Dafür bieten die mit Endothel bekleideten Flächen keine Beispiele. Alle mit Epithel bekleideten Flächen werden frühzeitig reich an Capillaren. Auch bleibt es nicht bei dem einmaligen Bildungsreiz, denn der Gefässreichthum epithelialer Organe erhält sich zeitlebens; endothelial bekleidete Flächen pflegen gefässarm zu sein. Mit dem Gefässreichthum steht

1) l. c. S. 18.

Digitized by Google

das chemische Leistungsvermögen der Epithelien, ihre Bedeutung für Secretion und verwandte Prozesse in Zusammenhang. Nirgends treten Endothelschichten als secernirende Flächen auf. Dagegen sind die Endothelien, im Gegensatz zu den ächten Epithelien, für Transsudate durchgängig, und zwar in beiderseitiger Richtung, während die unverletzten Epithelien keine Transsudate durchlassen. Sehr leicht kommt es zur Verwachsung endothelialer Flächen, Epithelröhren pflegen im ausgebildeten Organismus nur schwer zu verwachsen. Vom obigen Standpunkte aus darf man auch dem Gefässendothel den Namen belassen, obwohl seine Bildungsgeschichte von der der serösen Endothelien abweicht.[1])

Ueber Epithelien.

Bekanntlich gilt es als eines der neueren entwickelungsgeschichtlichen Dogmen, dass alle Gewebe des Körpers durch die Stufe von Epithelien hindurchgegangen sind, und Rabl als einer der consequentesten Verfechter dieser Lehre hat in seinem 1889 am Anatomentag in Berlin gehaltenen Vortrag[2]) den Versuch gemacht, sogar die Bindesubstanzen und das Blut als umgewandelte Epithelien zu deuten. Wie damals Kölliker in der Discussion hervorgehoben hat, so fällt der oben erwähnte Satz zusammen mit dem Nachweis, dass alle Gewebe ontogenetisch und phylogenetisch aus den

1) Seitdem mein Aufsatz zum Druck abgesetzt worden ist, habe ich Gelegenheit gehabt, bei der anatom. physiol. Section der 72. Vers. d. Naturf. u. Aerzte in Aachen die Endothelfrage zur mündlichen Discussion zu bringen. Dabei hat sich herausgestellt, dass Herr College Waldeyer die Frage, ob eine Fläche mit Epithel oder mit Endothel bekleidet sei, von rein morphologischen bez. von phylogenetischen Betrachtungen abhängig macht, während für mich die histogenetische und die physiologische Seite der Frage im Vordergrunde stehen. Als ich 1865 das Wort „Endothel" für die Auskleidung der bindegewebigen Binnenräume des Körpers und der Gefässräume vorschlug, gab es noch keine Coelomtheorie und keine Versuche, die Gefässräume als epitheliale Einstülpungen zu deuten. Die Coelomtheorie ist aber auch heute noch weit davon entfernt, zur allgemeinen Gültigkeit durchgedrungen zu sein, sie stösst auf thatsächliche Widerstände, die nur gewaltsam zu beseitigen sind. Demgegenüber haben meine oben reproducirten Motive für die Scheidung der Epithelien von den Endothelien, soweit ich ersehen kann, auch heute noch ihre Gültigkeit bewahrt. Im weiteren Verlauf der Discussion hat Herr Dekhuizen daran erinnert, dass er schon vor längerer Zeit einen Ersatz zerstörter Endothelzellen durch Bindegewebszellen oder durch deren Theilungsproducte beschrieben habe (Verhandl. des internat. medic. Congresses in Berlin 1891. Bd. II S. 4).

2) Rabl, Verh. d. anat. Ges. III. Versamml. in Berlin 1889. S. 39 ff.

Digitized by Google

zwei primitiven epithelialen Keimblättern hervorgehen. Dabei bemerkt KÖLLIKER aber ausdrücklich, dass „die Gesetze der Umgestaltungen der Zellen, der Entstehung der höheren Gewebsformen aus einfacheren, in erster Linie nicht an den Epithelzellen, die schon als umgestaltete Elementarformen angesehen werden müssen, sondern an den freien Protistenzellen abzuleiten sind". Blut- und Lymphzellen hält er „nicht wie RABL für Epithelzellen oder Furchungskugeln."

Bei der Discussion, ob man gewisse Bildungen zu den Epithelien rechnen darf, oder nicht, läuft man leicht Gefahr in Wortstreitigkeiten zu gerathen, falls man sich nicht zuvor über den Grundbegriff einigt.[1]) Ist die Lage der Zellen, ihre Einordnung in eine flächenhaft ausgebreitete Schicht allein massgebend, oder sollen wir die Natur der Zellen in Betracht ziehen? Diese Frage gilt schon für die ausgebildeten Zellenschichten: sind z. B. die Sinneszellen des Geruchs- oder des Gehörorganes gleich ihren Nachbarn als Epithelzellen zu bezeichnen? Wie sollen wir es mit den Sehzellen der Retina halten, und vollends, wie weit dürfen wir den Epithelbegriff beim Centralnervensystem ausdehnen? Ist es correct, wenn wir die Bezeichnung als Epithel auf die innerste kernführende Schicht des Stützgerüstes beschränken? — Beim Centralnervensystem und bei den Sinnesorganen beginnen die Zweifel über die Zugehörigkeit ihrer spezifischen Bestandtheile zum Epithel schon sehr früh, und sie haben zu polemischen Auseinandersetzungen geführt, die ohne Begriffsverständigung nicht zu lösen sind. Die runden durchsichtigen, meist in Mitose begriffenen Elemente der Medullarplatte habe ich s. Z. als Keimzellen von den Epithelzellen unterschieden. Dagegen ist eingewendet worden, meine Keimzellen seien in Mitose begriffene Epithelzellen. Soll damit gesagt sein, sie gehörten derselben Zellenschicht an, wie ihre bipolar geformten Nachbarn, so ist dies natürlich unbestreitbar. Allein von diesen weichen sie in Form und Beschaffenheit ab, und selbst, wenn der Beweis geführt würde, dass sie durch dieselbe Form hindurchgegangen sind, so ist damit noch wenig genug gesagt. Sie sind ein noch undifferenzirtes, in mitotischer Thätigkeit begriffenes Material, und nur aus solchem entstehen Neuroblasten. Ob aus

1) Ueber das Schwanken des Epithelbegriffes schon bei älteren Forschern habe ich mich in meinem Aufsatz über den Bindesubstanzkeim vom Jahr 1881 ausgesprochen. l. c. S. 94.

Digitized by Google

den undifferenzirten Keimzellen auch Spongioblasten hervorgehen können, ist eine Frage für sich, die zu verneinen ich keinen Grund habe.

Auch die Stellung von Epithelien zu Syncytien ist keine von vornherein klare: dürfen wir flach ausgebreitete Syncytien zu den Epithelien rechnen oder nicht? Offenbar sind Zellen mit Intercellularbrücken, wie sie z. B. in der Malpighi'schen Schicht der Haut vorliegen, von Syncytien nur gradweise zu unterscheiden. So erweitert sich schliesslich der Epithelbegriff zu einer ziemlich verschwommenen Vorstellung. Eine verschwommene Vorstellung ist es vollends, wenn wir nach Rabl's Vorschlag die Bindesubstanzen und das Blut zu den epithelialen Geweben rechnen.

In der vorliegenden Abhandlung habe ich es nur mit den Epithelialschichten des Keimes zu thun, d. h. mit mehr oder minder unvollkommen differenzirten Zellenlagern, die wir im Gegensatz zu den ausgebildeten Epithelformen als primäre Epithelien zusammenfassen können. Behufs klarer Auseinandersetzung lassen sich sondern:

typische
unvollkommene und
abgeleitete Epithelformen, dazu noch
Einlagerungen in Epithelien.

Zu den letzteren rechne ich die Keimzellen, sowie die aus ihnen hervorgehenden spezifischen Bestandtheile, die Sinnes- und die Nervenzellen. Es sind dies primäre Einlagerungen, sie haben mit den sie umgebenden Epithelzellen eine gemeinsame Anlage gehabt, sich aber später von diesen differenzirt. Als secundäre Einlagerungen treffen wir bekanntlich noch in späteren Zeiten Leukocyten. Auch die Blutgefässe des Centralnervensystemes und der Netzhaut sind als von aussen her secundär eingedrungene Einlagerungen in ursprüngliche Epithelschichten aufzufassen.

Die typische Epithelform ist die einschichtige Zellenlage, wie sie uns in den beiden Gränzblättern des Blastoderms, in dem ausgebildeten Ectoderm und dem Endoderm vorliegt. Hier haben wir Zelle an Zelle liegend, jede Zelle bis zu den beiden Gränzflächen sich erstreckend. Bei dichterer Anhäufung der Zellen strecken sich diese in die Länge und ihre Kerne lagern sich in zwei oder mehr Zeilen, wobei sich die Zellen durch Annahme

Digitized by Google

conischer oder anderweitiger Formen dem zur Verfügung stehenden Raum anpassen. Der Bildung eigentlicher Keimblätter mit geschlossenem epithelialem Gefüge pflegt die Bildung von mehr oder minder unscharf umgränzten Keimschichten vorauszugehen. Der Prozess beginnt an der freien Oberfläche des Keimes, hier legen sich die Zellen zu einer flachen Schicht an einander, die an Ausdehnung rasch gewinnt, dem sogenannten Epiblast. Die Umbildung dieser Schicht zu einer geschlossenen Epithelplatte erfolgt allmählich. Zunächst umgränzt sich deren freie Fläche, indem sich die einzelnen Zellen, anstatt als einzelne Buckel hervorzutreten, glatt an einander anschliessen und von einer gemeinsamen Ora limitans umsäumt werden. Erheblich später glättet sich die basale Fläche, sie erscheint durch geraume Zeit hindurch von unregelmässig hervortretenden Zellen besetzt und, so lange ihr Gefüge unvollkommen geschlossen bleibt, ist die Möglichkeit vorhanden, dass amöboid bewegliche Blastomeren von unten her in die Schicht eintreten. Beim Hühnchenkeim erkennt man solche frisch eingetretene Elemente an ihrem Dotterreichthum, auch können sie hier die äussere Gränzschicht geradezu überragen. Ganz allgemein findet man aber während der Zeit der Keimschichtbildung, dass mehrschichtige Zellenlagen zu nur einschichtigen sich umbilden, wobei tiefer liegende Zellen keilförmig zwischen die höher gelegenen sich eindrängen. Das Vorhandensein einer äusseren Gränzschicht bereitet dem Eindringen von Zellen keinen Widerstand, die gemeinsame Gränzschicht besteht, wie die jeder einzelnen Zelle, Anfangs aus weichem Morphoplasma.

Mit Ausbildung einer beiderseitigen Gränzschicht und der entsprechenden Oberflächenglättung ist der vorläufige Abschluss einer Epithelschicht erreicht. Von da ab scheint bei den Blastodermschichten kein Zutritt neuer Zellen mehr zu erfolgen, wogegen, wie früher gezeigt wurde, das dem Periblast aufliegende Dotterendoderm noch unbeschränkt lange durch Reservezellen in die Fläche wächst. Eine abgeschlossene Epithelschicht kann bei eintretender Faltung einseitig aufbrechen, oder sie kann sich der Fläche nach spalten, wobei die Zellen von jeder der beiden auseinandertretenden Lagen durch ihre gemeinsame Gränzschicht im Zusammenhang bleiben. Hierfür giebt die früher besprochene Mesoblastbildung ein Beispiel.

Die Bildung der epithelialen Gränzblätter des Ectoblasten

Digitized by Google

und des Darmendoblasten vollzieht sich, Obigem zufolge, durch flächenhafte Aneinanderlagerung zuvor getrennter Blastomeren. Ihr Flächenwachsthum erfolgt einerseits durch Abflachung der vorhandenen Zellen, dann aber auch während einiger Zeit durch Intussusception, d. h. durch die Einschiebung neuer Zellen, von der basalen Seite her, wodurch alte Nachbarschaften gelöst und neue geschaffen werden. Der physiologische Factor bei diesen Vorgängen ist die amöboide Beweglichkeit der Blastomeren, das Eigenthümliche deren Tendenz, sich unter Erfüllung des Raumes zu geschlossenen Platten an einander zu legen. Diese Tendenz bewahren die Zellen auch nach vorübergehender Lösung ihres Verbandes, wie wir beim Aufbau der Urwirbel, sowie bei der Bildung der Chorda und des Urnierenganges constatiren, welche geformten Organe aus zuvor ungeformten Zellencomplexen sich aufbauen.

Die Ausbreitung des embryonalen Mesenchyms.

Die Schichten des Mesoblast werden von den meisten Autoren ohne weiteres als Epithelblätter bezeichnet. Schon RÜCKERT hat indessen hervorgehoben, dass sie den beiden Gränzblättern (den primären Blättern R.) nicht gleichwerthig sind, und dies ist histologisch richtig.[1]) Das Kennzeichen typischer Epithelblätter liegt, wie oben gezeigt wurde, darin, dass diese beiderseits geschlossen und von einer fortlaufenden Gränzschicht eingefasst sind. Dieser Character trifft für die Mesoblastschichten immer nur vorüber-

1) RÜCKERT erklärt die Frage, ob man die beiden Abschnitte des Mesoblasts noch unter dem Namen eines mittleren Keimblattes zusammenfassen soll, oder nicht, für eine Sache des gegenseitigen Uebereinkommens. „Man kann den Begriff des mittleren Keimblattes auflösen, falls man ihn aber beibehalten will, so muss dies unter der stillschweigenden Voraussetzung geschehen, dass ein solches Blatt den beiden primären Blättern nicht völlig gleichwerthig ist, weder hinsichtlich seiner Structur, noch in seiner Bedeutung für den Aufbau des Embryo." Der leichteren Verständigung halber entscheidet sich R. für die letztere Alternative. Man vergl. auch die Bemerkung von KUPFFER (His u. Braune Archiv 1884 S. 5). „Unter allen Umständen ist das Mesoderm der Reptilien und Vögel bei seinem ersten Auftreten bis zur Bildung des Coeloms nicht epithelialer Natur, sondern erscheint in seinem histologischen Character noch als ein „Mesenchym" in dem Sinn, wie dieser Begriff von den Gebr. HERTWIG in der Coelomtheorie aufgestellt worden ist, als ein embryonales Bindegewebe im alten Sinn. Dasselbe hat ja bereits KÖLLIKER hervorgehoben." Ueber den Mesenchymcharacter des Säugethier-, speziell des Schafmesoblasts vergl. man BONNET (His u. Braune Archiv 1889 S. 57 ff.).

Digitized by Google

gehend und meistens auch nur unvollkommen zu. Vollständig und bleibend entwickelt sich der Epithelcharacter in einer verhältnissmässig späten Zeit, bei den Anlagen der Urnieren und der Sexualorgane, wogegen Somato- und Splanchnopleura und in der Folge auch die Urwirbelrinde basalwärts sich öffnen und auflockern. Die Zellen dieser Schichten betheiligen sich unmittelbar an der Mesenchymbildung, ohne dass es im Sinn des HERTWIG'schen Schema's zu einer Trennung von Epithel und von Wanderzellen käme.

Die Ausbreitung des Mesenchyms geschieht verhältnissmässig langsam. Wie bei der Gefässbildung, so handelt es sich um ein Weitersprossen von gegebenen Bildungsstätten aus. Der Prozess erfolgt aber in minder extensiver Weise. Bei der grossen Ausdehnung mesenchymbildender Flächen wird an den meisten Orten der Bedarf zur Erfüllung offener Räume schon aus naheliegenden Bezugsquellen gedeckt, so in der Haut und in der Darmwand. Etwas mehr Gewebsverschiebung verlangt die Umschliessung des Medullarrohres durch die an seine Basis herantretenden Sklerotome. Allein auch dieser Vorstoss bleibt weit hinter dem zurück, was die Gefässsprossen leisten. Im Uebrigen sind es dieselben Spalträume, in die die Gefäss- und die Mesenchymsprossen hineinwachsen. Die beiderlei Anlagen durchwachsen sich gegenseitig und so entsteht jenes histologische Gemenge, das wir so lange für eine einheitliche Anlage gehalten haben. Aehnlich den Blutgefässen sprossen auch die vom Medullarrohr und von den Ganglien herkommenden Nerven in der Folge in offenstehende Räume hinein, und da die ihnen geöffneten Bahnen zum Theil dieselben sind, wie von den Gefässen begangenen, so schliessen sich die beiderlei Bildungen vielfach an einander an.

Die Art, wie sich das Mesenchymgerüst von seinen Ursprungsflächen aus ausbreitet, erinnert an die ähnliche Ausbreitungsweise des medullaren Myelospongiums. Auch das letztere schliesst sich an seiner freien Oberfläche durch eine geschlossene Lage von kernhaltigen Zellenleibern ab, während es sich basalwärts in ein aus feinen Bälkchen bestehendes Gerüst auflöst. Der Vergleich beider Bildungen ist indessen nicht streng durchführbar. Das Mesenchymgerüst entsteht durch die Verbindung von fadenförmigen, aus den einzelnen Zellen heraussprossenden Ausläufern. Im Neurospongium entwickeln, wie dies ja auch die Silberbilder so deutlich

Digitized by Google

darthun, die einzelnen Spongioblastzellen in ihrem Inneren bez. an ihrer Oberfläche ein Fadenwerk, dessen Zwischenräume sich weiterhin zu verflüssigen scheinen und nun das Fachwerk für die auswachsenden Nervenfasern liefern.

Von den Producten des Mesoblast zeigen, wie dies zuerst Remak erkannt hat, auch die Muskelanlagen ein örtlich fortschreitendes Wachsthum, da sie von den Urwirbeln aus in die Rumpfwand und in die Extremitäten hinein knospenartig sich vorschieben.

Gefässkeim und peripherisches Mesenchym beim Hühnchen.

Das Auftreten der Gefässanlagen und der Blutinseln darf ich als bekannt voraussetzen. Für das Hereinwachsen der Gefässe in den Embryo geben Flächenbilder aus der Zeit der beginnenden Urwirbelbildung übersichtliche Anschauungen.[1]) Neben einander zeigen sich an solchen Präparaten: vorn die bereits hohl gewordenen, aber noch engen Gefässe der Area pellucida, und die Verbindung eintretender Gefässmaschen zur Aorta descendens, daran anschliessend ein dichtes Netz von soliden Blutinseln und Gefässanlagen und, von ihm ausgehend, eine Reihe von spitzen, dem Embryo zugekehrten Zellensprossen. Letztere enden längs einer vom Embryo caudalwärts sich entfernenden Bogenlinie (Fig. 91).

Weniger entscheidend sind bis jetzt die Beziehungen des Randmesoderms zum Keimwall festgestellt worden. Das Plasma der im Keimwall verschmolzenen Zellen bildet ein Gerüst, in dessen Lücken die aufgenommenen Dotterkörner und Dotterkugeln liegen. Je weiter deren Verdauung fortschreitet, um so mehr werden die Lücken frei und durchsichtig (s. o. S. 198). Kerne liegen in den verschiedenen Tiefen des Gerüstes, und stellenweise finden sie sich zu Nestern gruppirt. Das Randmesoderm erscheint nun stets an der oberen Fläche des Keimwalles, und es erstreckt sich bis zu der Stelle, wo der Keimwall dem Ectoderm anliegt. Die Bildung und Ausdehnung der es aufnehmenden Spalte erfolgt

1) Ranvier macht, indem er meine und Kölliker's Lehre vom Hereinwachsen der Gefässe in den Embryo erwähnt, die merkwürdige Bemerkung: „Mais il est clair qu'aucun embryologiste n'a pu suivre ce développement continu par bourgeonnement dans le corps même de l'embryon; c'est là une simple hypothese." Wenn es Ranvier unternommen hätte, bebrütete Hühnerkeimscheiben im Flächenbild zu studiren, so würde er wohl obige Bemerkung unterlassen haben.

Digitized by Google

durch eine fortschreitende Ablösung des Keimwalls vom Ectoblast und es lassen sich hierfür zwei Möglichkeiten ins Auge fassen: entweder bildet und vergrössert sich das Randmesoderm durch Ablösung von Zellen von der oberen Fläche des Keimwalls, oder es breitet sich dadurch aus, dass Zellen vom Gebiet der Area

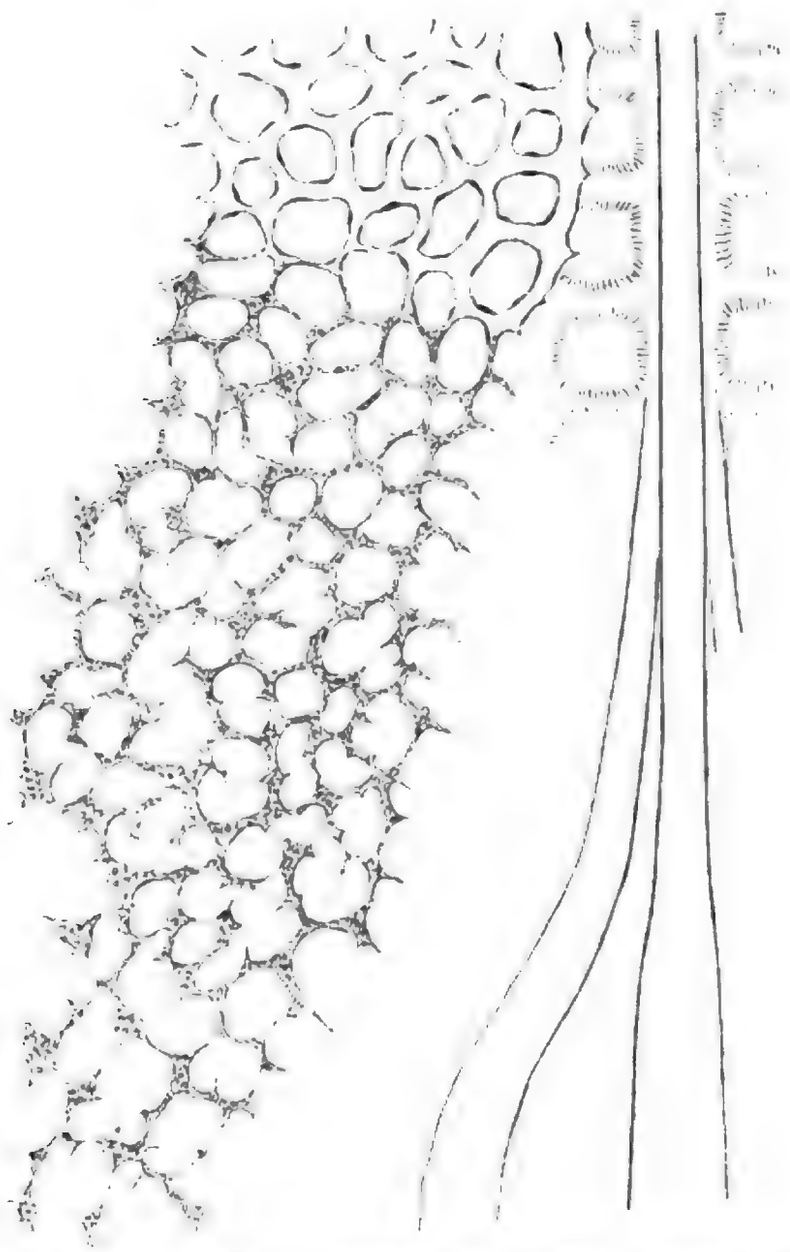


Fig. 91. Gefässkeim des Hühnchens, Stufe V (7 Urwirbel). Vergr. 100fach. Flächenbild. Im oberen Ende sind die Gefässe schon durchgängig, unten bilden sie noch solide Sprossen.

pellucida aus peripheriewärts vordringen, wobei daran zu denken ist, dass die Ablösung des Keimwalls vom Ectoderm, durch die vordringenden Zellen eingeleitet wird. In dem einen Fall haben wir also eine Entstehung an Ort und Stelle, im anderen Fall eine Bildung aus nachträglich eingedrungenem Material.

Digitized by Google

Die Entscheidung obiger Frage ist nicht leicht, und sie verlangt ein Zurückgreifen auf frühere Stufen. Da finden sich während der Stufen I—II im Keimrand dotterreiche Zellen in 3 bis 4facher Schicht übereinander und bis dicht an den Epiblast heranreichend. Noch sind es gröbere oder feinere Dotterkörner, die in die betreffenden Zellen Aufnahme gefunden haben. Zur Aufnahme vollständiger Cytoide kommt es erst später und in weiter peripherisch gelegenen Zonen der Keimscheibe. Wenn die Lösung des Dotters am inneren Rande des Keimwalls beginnt, so hellt sich dieser auf und nun liegen die oberen Kerne in einem Plasmagerüst, das von durchsichtigen Lücken durchbrochen ist. Diese obersten Schichten sind es, die sich von ihrer Verbindung mit dem übrigen Hypoblast ablösen und zu Mesodermzellen werden (Fig. 6 S. 199).

Fig. 92. Hühnchen, Stufe V. Vergr. 500fach. Die Lücken des Keimwalles sind leer, im freien Zwischenraum zwischen ihm und dem Ectoderm liegt eine Schicht Randmesenchym. Der obern Fläche des Keimwalles anhaftend und theilweise tief in den Keimwall eingeschoben, liegen Anlagen der Blutinseln.

Der Prozess fällt in die Zeit der II. bis III. Stufe d. h. in die Zeit der ersten Primitivrinnenbildung.

Sowie einmal die Lösung erfolgt ist, d. h. schon von Stufe III ab, bildet das ausserembryonale Mesoderm eine aus zackigen Zellen bestehende Schicht, die sich medialwärts ohne erkennbare Gränze den embryonalen Seitenplatten anschliesst, peripheriewärts bis zum Beginn des äusseren Keimwalles reicht. In dieser Schicht tritt während der Stufen IV bis V eine Kette von gefässähnlichen Lückenräumen auf, den Vorläufern des ausserembryonalen Coeloms. Letzteres bildet sich durch deren Zusammenfliessen, und nun bleibt die obere Wand des entstehenden Spaltraumes medialwärts mit der Somatopleura, die untere mit der Splanchnopleura verbunden, und es kommt zur Verbindung zwischen embryonalem und ausserembryonalem Coelom. Im Gebiet des Hinterkopfes bleibt die Pericardialhöhle in bekannter Weise lateralwärts geschlossen.

Digitized by Google

Etwas später als das Material der ausserembryonalen Seitenplatten und im Allgemeinen auch mehr peripheriewärts sondern sich die Anlagen der Gefässe und Blutinseln. Vor ihrer Ablösung erscheinen diese an senkrechten Durchschnitten als unregelmässige, der Oberfläche des Keimwalles dicht anhaftende Plasmaplatten (Fig. 92).

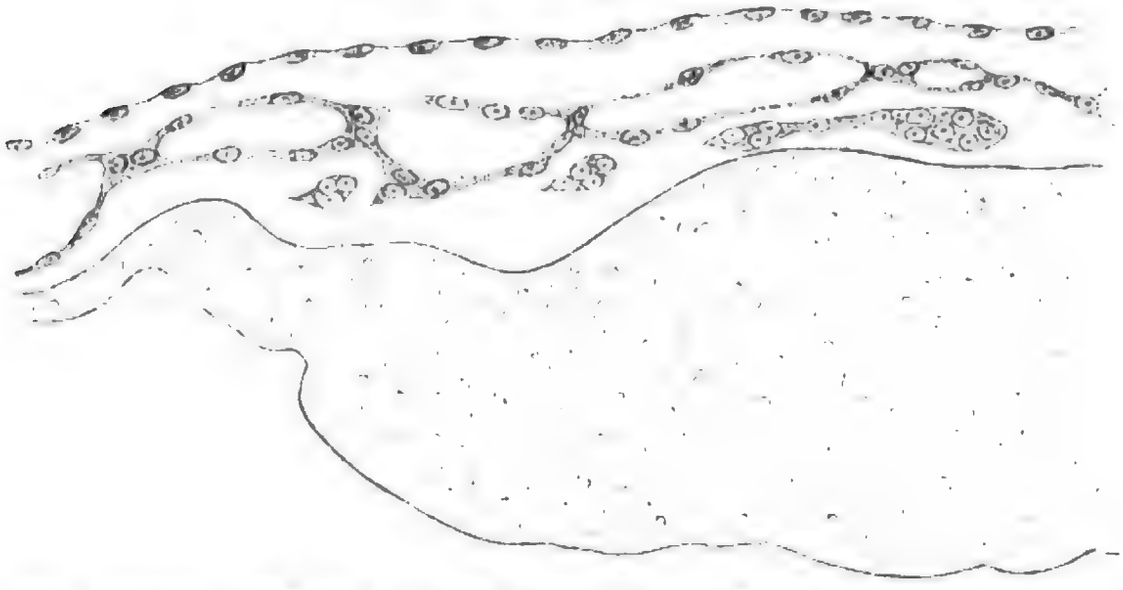


Fig. 93. Hühnchen, Stufe V. Vergr. 500fach. Im Spaltraum zwischen Ectoderm und Keimwall liegen, scharf von einander getrennt, die von einer Kette von Lückenräumen durchsetzte Mesenchymplatte, bez. die ausserembryonale Seitenplatte und darunter die vom Schnitte getroffenen soliden Gefässanlagen.

Nach oben hin pflegen sie glatt umgränzt zu sein, nach unten greifen sie mit längeren oder kürzeren Zacken in den Keimwall ein. Die Kerne liegen in mehreren Reihen übereinander,

Fig. 94. Hühnchen, Stufe VI. Vergr. 500fach. Die Mesenchymplatte zieht knapp über den klaffenden Gefässen weg und letztere liegen in Rinnen des Keimwalles eingebettet.

stets finden sich auch reichliche Mitosen darunter. Die Lösung von der Unterfläche geschieht durch Auftreten einer Anfangs feinen Spalte. Die zu innerst gelegenen Blutinseln lösen sich zuerst, diese können völlig frei sein, wenn die nach auswärts davon befindlichen dem Keimwall noch fest anhaften. Die ausser-

Digitized by Google

embryonale Mesenchymschicht pflegt da, wo die Blutinseln auftreten, nur unbedeutend angelegt zu sein, sie liegt über den Blutinseln und den Gefässanlagen und bleibt von ihnen jederzeit scharf geschieden (Fig. 93 u. 94). Die Bildung von Blutinseln geht nur in einem ganz bestimmten Bezirke des Keimes vor sich. Ist dieser Bezirk nach aussen überschritten, so treten neue Bedingungen der Gefässbildung ein.[1])

Der nach Einschmelzung des Dotters und nach Ablösung des ausserembryonalen Mesoderms zurückbleibende Rest des Keimwalles ist das Material, aus dem das Dottersackepithel hervorgeht. Der Vorgang beginnt am innern Keimwallrand und schreitet nach der Peripherie zu weiter. Er leitet sich damit ein, dass die weiten Maschenräumen des Plasmagerüstes sich verkleinern und die Keimwallplatte erheblich dünner wird.

Eine Vergleichung zwischen den Verhältnissen im Selachier- und im Hühnchenkeim ergiebt eine Reihe von gemeinsamen Zügen.[2]) In beiden Fällen entsteht durch Aufnahme von Dotter in die tieferen Keimschichten ein reich entwickelter Lecithoblast von syncytialem Gefüge. Mit zunehmender Verdauung des Dotters scheidet sich an der der Keimhöhle zugewendeten Oberfläche ein kernreiches Plasmalager ab. Je schärfer dieses hervortritt, um so mehr nimmt es die Eigenschaften eines mehr oder minder engmaschigen Morphoplasmagerüstes an. Von dem übrigen Lecithoblast unterscheidet es sich dadurch, dass es eine von fremden Bestandtheilen freie, oder doch an solchen sehr arme Schicht von lebender Substanz ist. Von dieser Schicht lösen sich nun kleinere oder grössere Bruchstücke ab und treten in die überliegende Keimhöhle. Das Gefüge der also abgelösten Bestandtheile kann lockerer oder dichter sein. Die Ablösung von locker gefügten Massen geht der von dichter gefügten voraus, sie liefert zunächst ein Mesenchymgewebe, das aus dem syncytialen

1) In seiner grossen Arbeit über Blutbildung (Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs Arch. de biologie XII 1892) bespricht van der Stricht auch die Blutinseln des Hühnerkeimes. Er verlegt sie von vornherein in das Mesoderm, wobei aber zu bemerken ist, dass seine Darstellung nicht an die oben besprochenen frühesten Stufen anknüpft. Die Trennung der Gefässwandungen von den Seitenplatten tritt an seinen Figuren nur andeutungsweise hervor.

2) Die Hauptunterschiede liegen im Fehlen von Riesenkernen im Lecithoblast der Vögel und in dessen scharfer Abgränzung nach dem Dotter zu.

Digitized by Google

Gerüst des Lecithoblasts unmittelbar hervorgeht, und das weiterhin zu den ausserembryonalen Seitenplatten wird. Auch die etwas später sich ablösenden dichteren Massen haben, wenigstens bei Selachiern, Anfangs noch den Gerüstcharacter. Weiterhin glätten sie sich an der Oberfläche, ihre inneren Zellen lösen sich von einander und so entstehen daraus Blutinseln und Gefässanlagen, die von da ab in selbstständiger Weise weiter sprossen. Eine Hauptbedingung zur Bildung von Blutinseln scheint die reichliche Anhäufung kernhaltigen Plasmas zu sein. Diese Bedingung tritt aber nur in gewissen Bezirken des Lecithoblast und nur während einer ganz bestimmten Phase der Entwickelung ein.

Die dem Lecithoblast entstammenden Elemente des ausserembryonalen Mesoderms entsprechen keineswegs den vollständigen, in jenen übergegangenen Keimzellen. Ausser den Kernen enthalten sie nur einen Theil und zwar vorwiegend den kinetischen Theil von deren Protoplasma. Sie sind insofern „Merocyten" im ursprünglichen Sinn von RÜCKERT. Hervorzuheben ist endlich die bei Selachiern und beim Hühnchen übereinstimmende Art der ausserembryonalen Coelombildung durch Bildung und nachträgliches Zusammenfliessen kleinerer Lückenräume. Das Verhalten dieser Räume auf senkrechten Schnitten erinnert so sehr an das von Blutgefässen, dass ich und wohl auch noch andere Beobachter uns durch den Schein haben täuschen lassen. Die Täuschung liegt um so näher, als ja die Blutgefässe des Aussenhofes bald sehr weit und ihre Netze sehr dicht werden. Wo während der Stufen IV—V noch Coelomlücken waren, da finden sich bei Stufe VI ebenso dicht beisammenliegende, körperchenhaltige Blutgefässe, von einer sehr unscheinbaren Splanchnopleura überlagert. Bei genauerem Zusehen findet man aber, auch während der Zeit der unverschmolzenen Coelomlücken, die darunter liegenden soliden Gefässanlagen scharf nach oben und nach unten hin gesondert.

Das embryonale Mesoderm des Hühnchens.

Das embryonale Mesoderm zeigt während seiner früheren Entwickelungsstufen ein sehr lockeres protenchymatöses Gefüge. Seine Zellen senden Anfangs noch nach verschiedenen Richtungen Ausläufer aus, und sie hängen theilweise mit einander zusammen. Mit Zunahme der Zellen wird ihre Lagerung dichter, die dicht gelagerten Massen beginnen sich weiterhin einseitig zu glätten

Digitized by Google

und mit einer gemeinsamen Gränzschicht zu umgeben. So glätten sich verhältnissmässig früh die Seitenplatten an ihrer dem Coelom zugekehrten Seite, während die abgewendete Seite, vorübergehend oder bleibend, ihren aufgelockerten Character beibehält; ähnliches gilt später von den Urwirbeln.

So lange eine Zellenschicht nach Art der Splanchnopleura oder der Somatopleura nur einseitig geglättet ist, nach der anderen Seite zu in getrennte, oder in netzförmig verbundene Fortsätze ausläuft, haben wir kein Recht sie als typisches Epithel zu bezeichnen. In dem Sinn wird der grössere Theil der beiden genannten Zellenschichten niemals zum typischen Epithel. Dazu gehört eine Glättung nach beiden Seiten hin. Eine solche erfolgt an der Splanchnopleura nur stellenweise und zwar zuerst in dem Theil, der zur Herzwand wird. Während der Stufe IV zeigt der cardiale Abschnitt der Splanchnopleura an seiner dem Vorderdarm zugekehrten Fläche noch einen dichten Wald von conischen, in Fäden auslaufenden Fortsätzen. Schon von Stufe V ab glättet sich diese Fläche, und wenn das Herz als selbständiges Organ von der Darmwand sich gesondert hat, so erscheint seine Muskelwand nach beiden Seiten hin glatt (Stufe VI). Die Glättung der Urwirbel beginnt im vorderen Abschnitt des Rumpfes und schreitet allmählich caudalwärts fort. Wenn sie am hinteren Rumpfende eintritt (Stufe VII), ist die Rinde der vorderen Urwirbel bereits wieder in mesenchymatöser Auflösung begriffen, und deren Zellen entsenden spitze, frei hervortretende Ausläufer.

Mehr noch als im Verlauf der Selachierentwickelung zeigt sich bei der Entwickelung des Hühnchens, dass die Epithelien weder die primärste Gewebsform sind, noch dass sie in durchgreifendem Gegensatz zum Protenchym stehen. Bei der Bildung des Mesoderms treten zuerst protenchymatös gefügte lockere Zellencomplexe auf. Durch dichteres Zusammendrängen kann sich deren Verbindung der epithelialen annähern, dabei treten verschiedene Zwischenstufen auf, bis zu der endgültig typischen Form des Urogenitalepithels. Aus den mehr oder minder unvollkommen ausgebildeten Epithelformen, wie sie in den Seitenplatten und in der Urwirbelrinde vorliegen, kann durch Auflockerung neuerdings Mesenchymgewebe hervorgehen. Wanderzellen, denen man gerade hinsichtlich der Mesenchymbildung eine so hervorragende Rolle zugeschrieben hat, kommen dabei in keinen oder in nur untergeordneten Betracht.

Digitized by Google

Die Gefässbildung im Reptilienkeim.

Mein Material über die Blut- und Gefässbildung im Reptilienkeim ist leider nur fragmentarisch. Ich bedauere

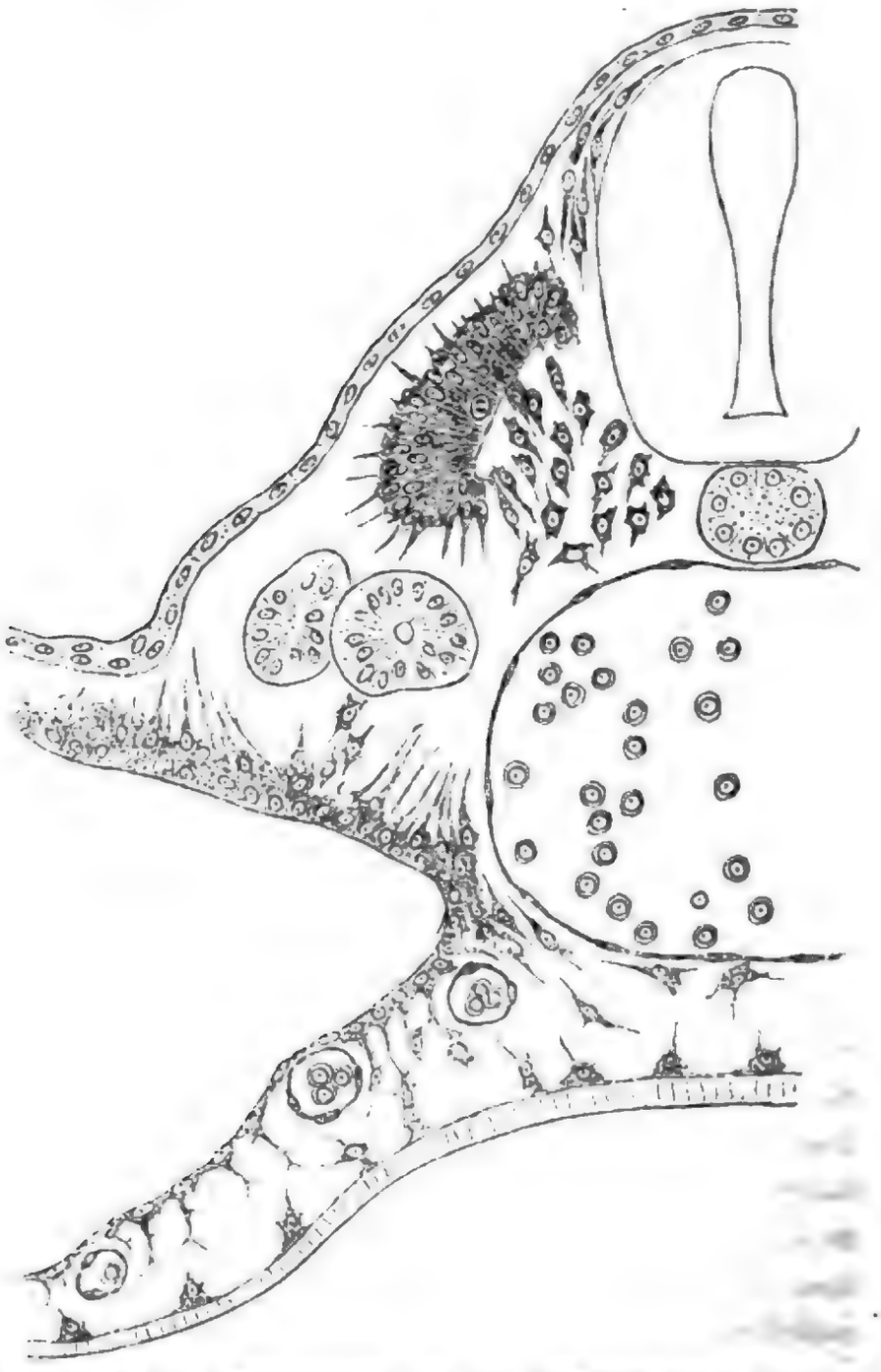


Fig. 95. Querschnitt durch einen Eidechsenembryo von 4 mm. Der Schnitt zeigt die verschiedenen von den Urwirbeln und von den Seitenplatten ausgehenden Mesenchymanlagen, beachtenswerth ist dabei auch die subepitheliale zellenhaltige Grenzschicht der Darmwand. Die Gefässröhren sind vom Mesenchym getrennt.

dies besonders deshalb, weil ich gewünscht hätte, einestheils die Beobachtungen von C. KUPFFER[1]), anderentheils die von

1) C. KUPFFER, Die Gastrulation etc. in His u. Braune's Archiv 1882 S. 20.

Digitized by Google

H. STRAHL[1]) mit etwas stärkeren Vergrösserungen wiederholen zu können. STRAHL tritt KOLLMANN entgegen, indem er für die Eidechse

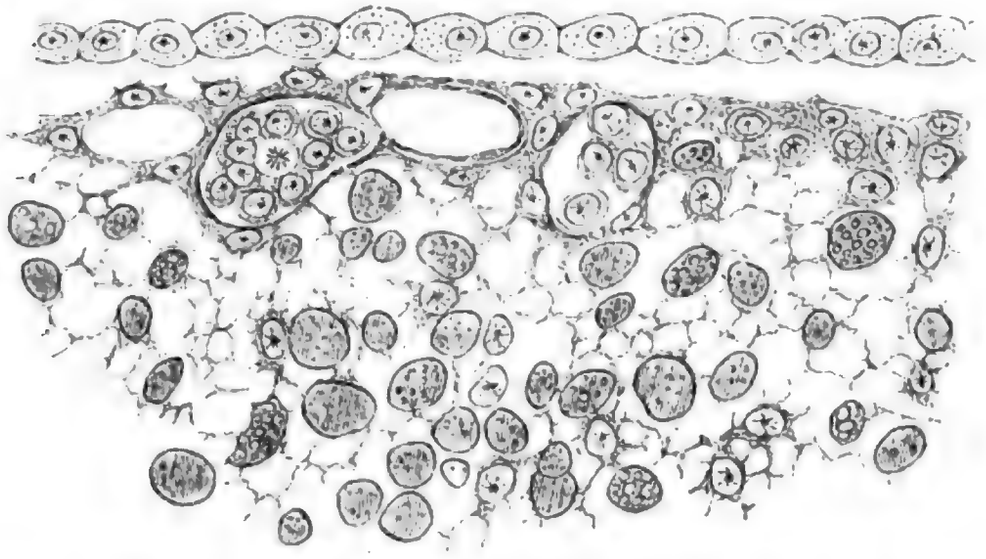


Fig. 96. Keimwall desselben Präparates mit eingelagerten Gefässen und Blutinseln. Vergr. 500fach.

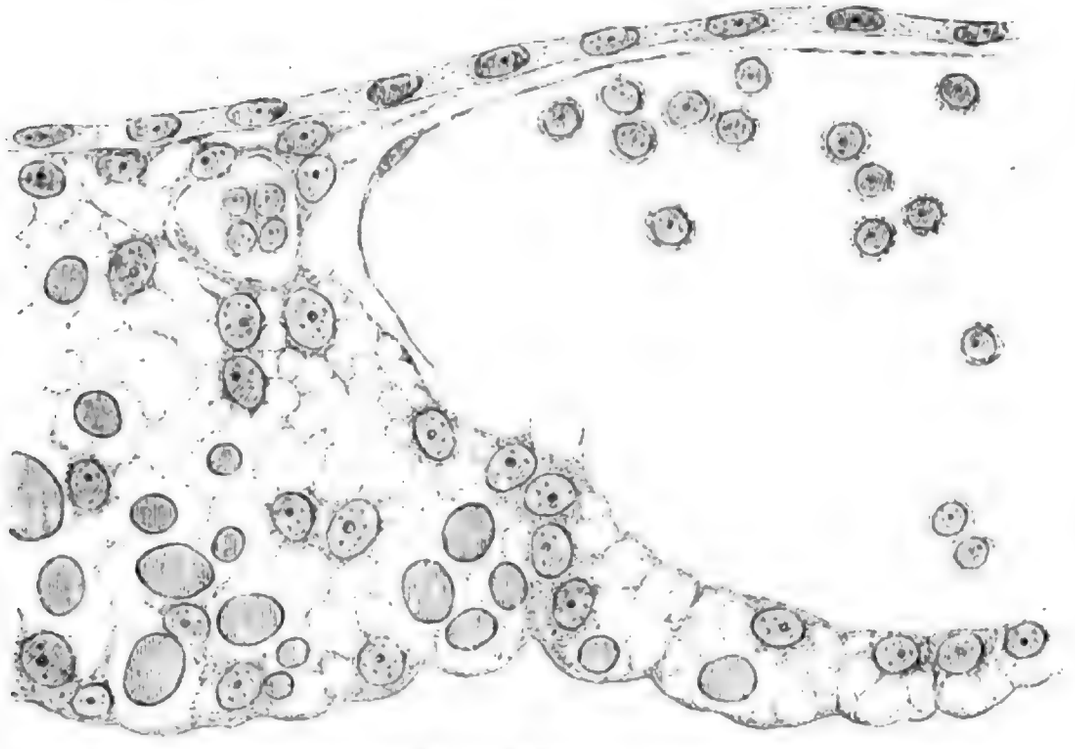


Fig. 97. Rand des inneren Keimwalles, darüber ein mächtiger Gefässdurchschnitt (Sinus terminalis). Vergr. 600fach.

eine Entstehung der Blutinseln über dem Keimwall in Abrede stellt. STRAHL's Area vasculosa liegt noch im durchsichtigen Theil des Keimes.

1) H. STRAHL, Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechse. Ztschr. für wissenschaftl. Zoologie Bd. XLV S. 295 ff.

Digitized by Google

Ich glaube meinerseits mit STRAHL nicht in principiellen Gegensatz zu treten. Die Blutinseln, die er zeichnet, liegen durchweg extraembryonal, und STRAHL giebt ausdrücklich zu, dass die Gefässe in den Embryo hineinwachsen, oder wie er dies ausdrückt, dass ein Entwickelungsgang des Gefässsystemes in der Richtung von der Peripherie nach dem Centrum stattfinde. STRAHL zeichnet seine Gefässanlagen als Verdickungen des Mesoblast nach einwärts vom Keimwall. Die mitgetheilten Zeichnungen jüngerer Stufen zeigen aber an dieser Stelle eine noch ungesonderte dicke Zellenschicht. Inwieweit diese noch Dotter aufgespeichert enthält und damit den Lecithoblastcharacter trägt, ist aus der Zeichnung nicht zu entnehmen, aus den oben (Seite 203 u. Fig. 9 u. 10) mitgetheilten Beobachtungen erscheint dies aber sehr wahrscheinlich. Was zunächst an STRAHL's Präparaten noch zu prüfen ist, das ist die Beziehung der Gefässanlagen zum überliegenden Mesoderm. Ich erwarte, dass sie davon unabhängig sind. Ich theile nach eigenen Schnitten einige Zeichnungen (Fig. 95—97) mit, die zeigen, dass die capillaren Gefässanlagen, wenigstens später, ringsherum frei liegen. So zeigt Fig. 95 ausser der Aorta mehrere der embryonalen Splanchnopleura anliegende Gefässdurchschnitte von dem in Entwickelung begriffenen Mesenchym umgeben, aber damit nicht verwachsen. Beachtenswerth ist auf dieser Stufe die innere, dem Darmendoderm zugekehrte zellenhaltige Gränzschicht des von der Splanchnopleura ausgehenden Mesenchyms. Die übrigen Figuren zeigen Gefässdurchschnitte aus dem Keimwallgebiet, gleichfalls in scharfer Abgränzung vom anliegenden Gewebe.

Die Gefässbildung im Knochenfischkeim.

Auf Studien über die Entwickelung des Salmonidenkeimes und speziell auch über das Verhalten des Periblasts und seiner Kerne habe ich zwar seit Jahren viel Zeit und Arbeit verwandt, ohne indessen zu allseitig entscheidenden Abschlüssen gelangt zu sein. Auch bedaure ich, zur Beobachtung lebender kleinerer Eier seit Langem keine Gelegenheit gefunden und bei den mir zugänglichen Salmonideneiern nur die nächste Umgebung der Embryonen fixirt und aufgehoben zu haben. Diese Lücke hoffe ich später einmal ausfüllen zu können.

Von den älteren Beobachtern über Fischentwickelung haben sowohl C. VOGT, als LEREBOULLET erkannt, dass sich ein thätiges

Digitized by Google

Herz und Gefässstämme bilden, bevor körperliches Blut vorhanden ist.[1]) Ueber die Herkunft der Blutkörperchen lauten die Angaben unbestimmt. LEREBOULLET lässt sie frei im Blut entstehen. C. VOGT nimmt an, dass es Anfangs keine besonderen Blutbildungsherde giebt, sondern dass sich das Blut in den Organen überall da bildet, wo Gefässe entstehen. Für später nimmt er eine über dem Dotter sich ausbreitende hämatogene Schicht an. Von VOGT's prächtigen Zeichnungen zeigt Figur 136 noch keine Gefässe des Aussenhofes, aber eine scharf umgränzte Pericardialhöhle und im Rumpftheil des Embryo eine kleinzellige Masse, die die Bezeichnung als Niere trägt, möglicherweise aber die Intermediärmasse von OELLACHER ist.[1]) Figur 137 und Figur 140 zeigen ein weites bluthaltiges Gefässnetz in der unmittelbaren Umgebung des Embryo, bei der jüngeren Stufe weniger weit sich ausbreitend als bei der älteren. Die Bilder sprechen dafür, dass die Ausbreitung blutführender Gefässe vom Seitentheil des embryonalen Hinterkopfes aus peripheriewärts fortschreitet. — Uebrigens giebt es einige Angaben von neueren Autoren über peripherisch gelegene Blutinseln bei Fischeiern. So giebt GOETTE (1874) an, sich von deren Vorkommen überzeugt zu haben, und seitdem sind noch C. KUPFFER und sein Schüler GENSCH 1882[2]), sowie C. K. HOFFMANN (1880) für eine peripherische Entstehung des Blutes auf dem Periblast eingetreten. Ihre Angaben sind aber vielfach angegriffen worden. Die Forscher, deren Angaben zur Zeit am meisten Zustimmung erfahren haben, sind H. E. ZIEGLER und WENKEBACH.[3]) Diese beiden Autoren trennen die Geschichte des Blutes von der der Gefässanlagen. Die Blutkörperchen entstehen nach ihnen nicht auf dem Dotter, sondern aus einem schon von OELLACHER als intermediäre Masse beschriebenen Zellenstrang, der an der Bauchseite der Chorda auftritt und der, wie ZIEGLER darthut, später zur Stammvene wird. Die Blutgefässe aber bilden sich zuerst

1) C. VOGT, Embryologie des Salmones 1842. Neuchâtel Taf. VI u. S. 198 ff. — LEREBOULLET, Recherches d'embryologie comparée 1853. Mémoires des savants étrangers Bd. XVII S. 564 ff.

2) In Max Schultze's Archiv Bd. X S. 196. GENSCH, Im Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIX S. 144 ff.

3) H. E. ZIEGLER, Die embryonale Entw. von Salmo Salar Inaugdiss. Freibg. 1882 und die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. 1887 Bd. XXX S. 596. — K. F. WENKEBACH, Beiträge zur Entwgesch. der Knochenfische. Ebendass. Bd. 28 (1886) S. 241.

Digitized by Google

als offene Spalten oder Rinnen über dem Dotter, in denen das Blut strömen soll, schon bevor es von besonderen Gefässröhren umgeben ist. Die Gefässwandungen sollen nachträglich durch amöboide, aus dem Mesoderm des Embryo auswandernde Zellen gebildet werden. Letztere Darstellung steht im Widerspruch mit dem, was wir sonst über die Bildung von Blutgefässen wissen, und sie bedarf jedenfalls einer besonderen Nachprüfung.

Bei der Beobachtung von unzerschnittenen Forellen-Keimen, finde ich seitlich vom Embryo im Aussenhof liegende solide Gefässanlagen, bevor Blut auftritt. Diese Anlagen zeigen die bekannten characteristischen Eigenschaften, es sind Stränge von

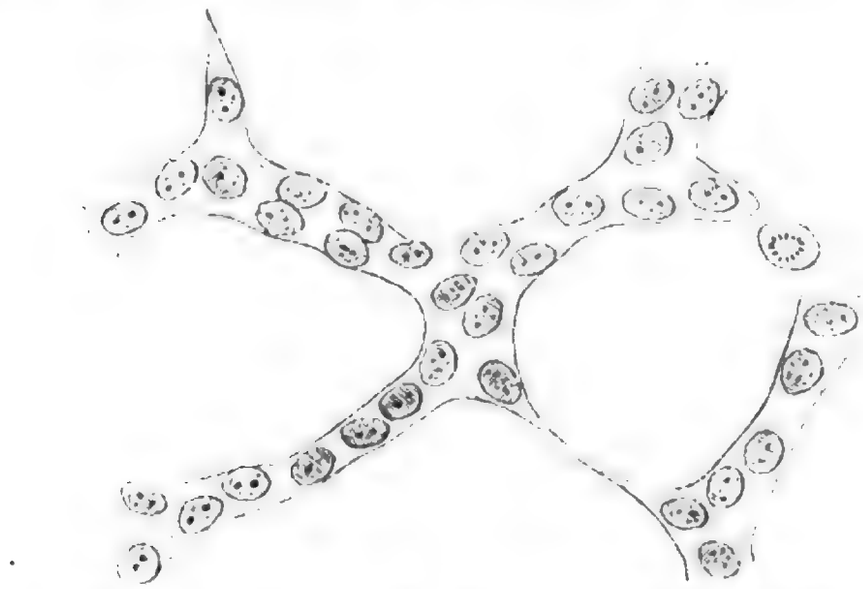


Fig 98. Gefässanlagen des Aussenhofes eines Forellenkeimes. Die Länge des Embryo betrug 3¹/₂ mm, die Umwachsung des Dotters war noch nicht vollendet. Flächenansicht des unzerschnittenen Keimes. Vergr. 500fach.

Zellen mit längsovalen Kernen. Die Stränge wechseln in ihrer Dicke, stellenweise zu dünnen Fäden ausgezogen, enthalten sie an anderen Orten zwei oder selbst drei Kerne neben einander, sie sind zu ziemlich weitmaschigen Netzen verbunden und laufen noch hier und da in blinde Sprossen spitz aus. Diese Gebilde sind am Forellenkeim schon sichtbar, bevor die Dotterumwachsung vollendet ist. (Die Figuren 98 u. 99 stammen von einem Präparat, dessen Embryo 3 mm lang war). Sie werden leicht übersehen, weil sie einestheils von geronnenen Dottermassen, anderseits von den unfänglichen Periblastkernen gekreuzt und theilweise überlagert werden. Grössere Blutinseln sind mir, wenigstens in der unmittelbaren Umgebung des Embryo, nicht begegnet.

Digitized by Google

Hinsichtlich dieser Gefässanlagen des Aussenhofes ist es schwer eine überzeugende Ableitung zu geben. Für ein Hereinwachsen aus peripherischen Gebieten kenne ich bis jetzt keine Anhaltspunkte, und eine Abstammung vom unterliegenden Periblast ist mir deshalb unwahrscheinlich, weil sich die mächtigen und meistens sehr langgestreckten Periblastkerne zu den Gefässanlagen indifferent verhalten. Sie kreuzen sie vielfach und verdecken sie dabei, ohne jemals damit in Verbindung zu treten. Dagegen darf man daran denken, dass die ausserembryonalen Gefässanlagen aus dem Embryonalgebiete stammen. Sowohl ZIEGLER als WENKEBACH geben an,

Fig. 99. Aehnliches Bild mit Mitosen. Vergr. 350fach.

bei lebenden Fischeiern eine Auswanderung amöboid beweglicher Zellen beobachtet zu haben, und sie nehmen an, dass ein Theil dieser Elemente zu pigmentirten Mesenchymzellen, andere zu Gefässwandungen, werde. Die Flächenansicht fixirter Keime steht mit dieser Annahme nicht in Widerspruch. Die innersten Gefässanlagen lassen sich bis zu einem neben dem Hinterkopf sich ausbreitenden Zellenfeld verfolgen, das dem extraembryonalen Theil des Hinterkopfcoelomes entspricht. Unter diesem verlieren sie sich.

An Durchschnitten durch die Hinterkopfgegend findet sich schon vor dem Auftreten von Gefässanlagen eine Anfangs sehr unscheinbare, dünne, zwischen den Periblast und die Seitenplatten eingeschobene Zellenschicht. ZIEGLER hat diese Schicht bereits

Digitized by Google

gesehen und als Ursprungsgebiet des Herzendothels und der extraembryonalen Wanderzellen erkannt.[1]) Er leitet die Elemente dieser Schicht vom Kopfmesoderm ab, von dem sie durch die Seitenplatten abgelöst worden seien. Diese Ableitung ist unklar und hält den Beobachtungen gegenüber nicht stich. Beim Zurückgehen auf die Stufe vor Anlage des Herzens und vor Schluss des Hinterkopfdarmes findet sich unter der Splanchnopleura und theilweise noch unter dem Rande des Darmendoblasts eine schmale Kette von Zellen, die medialwärts bis zur virtuellen

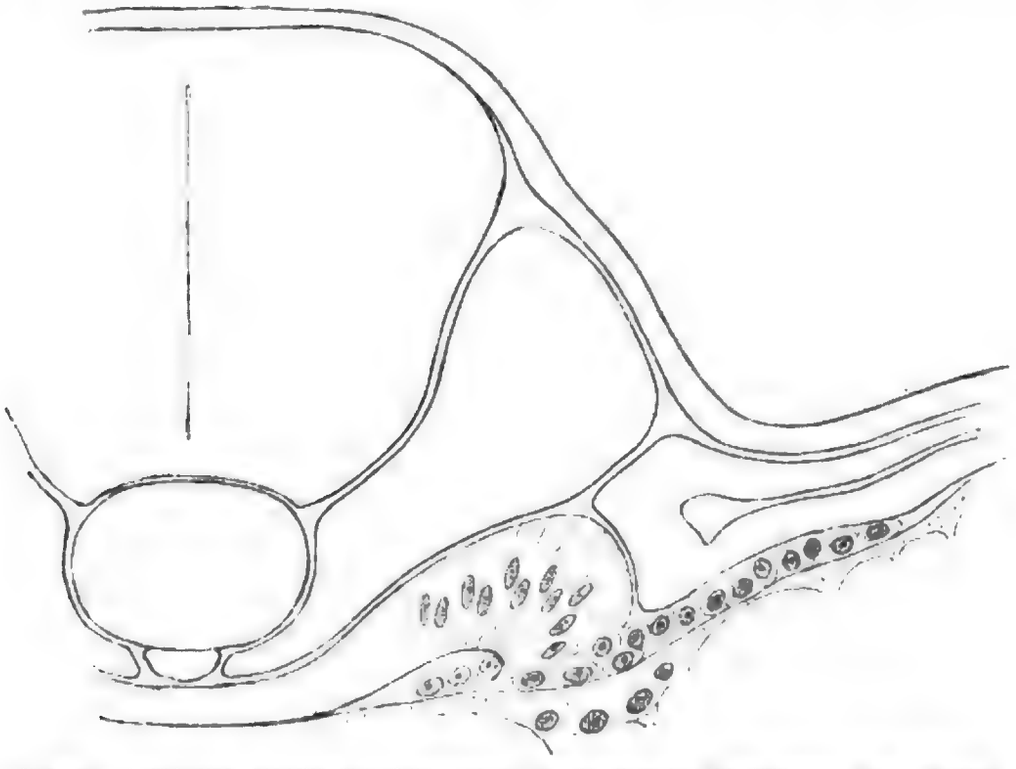


Fig. 100. Subpleurale Schicht eines Lachsembryo vor der Zeit der Herzbildung. Vergr. 350fach.

Darmlichtung verfolgbar ist und lateralwärts etwas zugeschärft ausläuft (Fig. 100). Ich werde diese Schicht der Kürze halber als Subpleuralschicht bezeichnen. Ihre morphologische Bedeutung scheint zu der Zeit unverkennbar, sie stellt den umgebogenen und frei auslaufenden Randtheil des Darmendoblasts dar. Das Verhalten dieser Gegend entspricht dem der früher beschriebenen Contactränder unter der noch offenen Darmanlage des Selachierkeimes, nur mit dem Unterschied, dass hier die Theile vielmehr zusammengedrängt sind. Wie dort, so läuft auch hier das auf dem Periblast aufruhende Fussstück des Endoblastes nach der Keimhöhle zu als eine aufgelöste Zellenreihe aus.

1) Von ZIEGLER abgebildet Taf. XXXVIII Fig. 32.

Digitized by Google

Es ist nicht ausgeschlossen, dass der Periblast auch bei Knochenfischen am Wachsthum der subpleuralen Schicht Theil nimmt. Seine Kerne sind in der an den Endoblast anstossenden Schicht meistens klein, das Plasma auf dünne Schichten reduzirt und die Ablösung selbständiger Zellen würde unter den gegebenen Verhältnissen unschwer zu verstehen sein. Ich möchte indessen diese Frage bis auf Weiteres offen lassen, da ich weder in einem, noch im anderen Sinn völlig entscheidende Anschauungen gewonnen habe. Die meisten Kerne des Periblast, auch wenn sie gleich

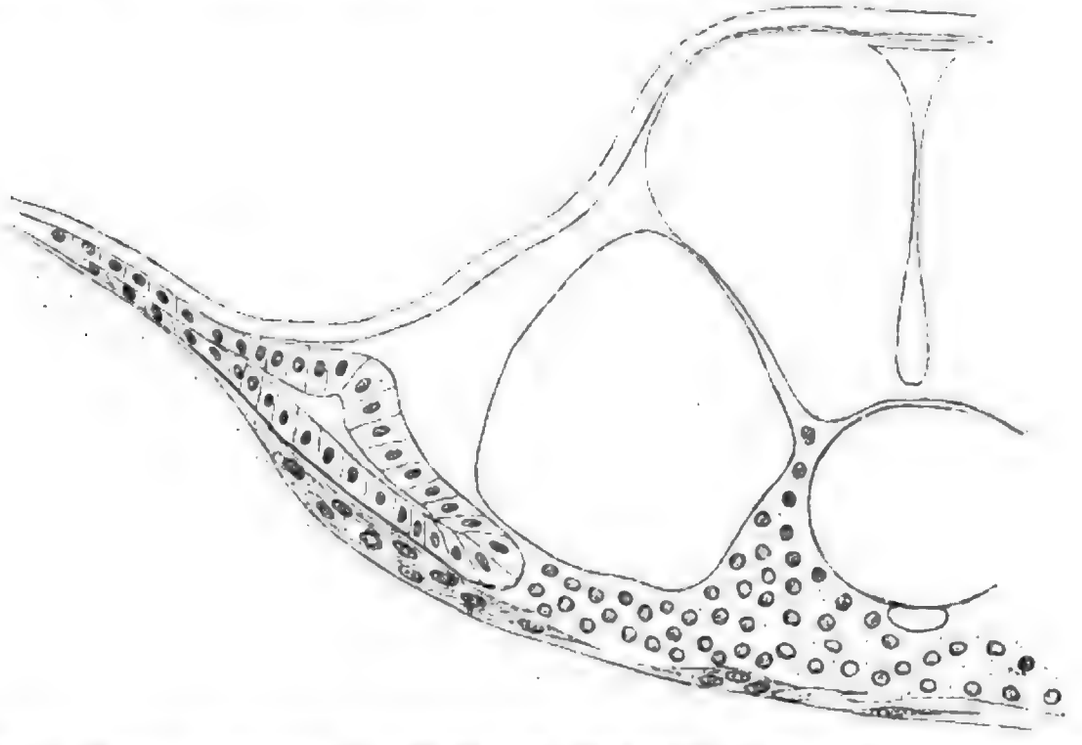


Fig. 101. Subpleurale Schicht eines Lachsembryo, etwas weniges später. Die Zellen der Schicht haben gestrecktere Formen und bilden theilweise solide Stränge, auch zeigen sich Mitosen. Vergr. 350fach.

gross sind, wie Zellenkerne, haben einen etwas anderen Habitus, sie sind durchsichtiger, von schärfer gezeichneten Chromatinnetzen durchsetzt; andere haben zwar das Aussehen wie Endoblastkerne, aber gerade bei solchen kann man wieder an zufällige Verschiebungen denken. Die Theile drängen sich eben auf sehr engem Raum zusammen.

In etwas weiter vorgerückten Stadien, aber immer noch vor Eintritt der Herzbildung, zeigen die subpleuralen Zellen vorwiegend gestreckte Formen, und sie legen sich theilweise dicht aneinander an, wobei auch zwei Kerne übereinander liegen können. Das Bild ist also jetzt das von mehr oder minder compacten Strängen, entsprechend denen, die wir als Gefässanlagen kennen (Fig. 101).

Digitized by Google

Zu der Zeit finden sich in der subpleuralen Schicht zahlreiche Mitosen.

Beim Beginn der Herzbildung können die Anlagen von dessen Endothel noch solid oder nur wenig gehöhlt sein, dann aber bildet sich unter zunehmender Ausweitung des Hinterkopfcoelomes und, wie es scheint, durch Zusammenfliessen Anfangs getrennter Lichtungen, ein geräumiger Endothelschlauch mit vereinzelten, der Wand anliegenden runden Zellen.[1]) Von dessen dorsaler Seite gehen dünne

Fig. 101. [illegible] Anlage des Herzens; von der Endothelplatte, die den unteren Raum zwischen den auseinander weichenden Cardiocoelomen einnimmt, geht nach dem Vorderdarm ein solider in 2 Sprossen auslaufender Fortsatz. Die beiden Seitensprossen biegen frei zwischen Darmendoderm und Splanchnopleura auf und sind als werdende Aortenbogen zu verstehen. Vergr. 180fach.

---

[1]) Gute Darstellungen der subpleuralen Schicht und ihrer Bedeutung für die Bildung des Herzendothels giebt B. NOLLDEKE in der Ztschr. für wiss. Zool. Bd. 65 1899 S. 517 ff. u. Taf. XXVII. Bemerkenswerth ist vor Allem der Ausspruch S. 523, wonach NOLLDEKE eine Vermehrung der „Herzzellen" vom Dotter aus für möglich erklärt.

Digitized by Google

Zellensprossen ab, die am Vorderdarm vorbei in die Kopfwand eintreten. Es sind dies die Vorläufer von Aortenbogen, und wie andere Gefässanlagen, so bleiben auch sie von ihrer Umgebung isolirt und sie endigen schliesslich mit freien Spitzen (Fig. 102).

Als Quelle der Blutbildung wird seit den Arbeiten von H. E. Ziegler ein dicker Zellenstrang angesehen, der im Rumpfgebiet des Embryo (d. h. caudalwärts vom Herzen) zwischen der Chorda und dem Darmrohr auftritt, und den Oellacher bereits gekannt und als intermediäre Masse beschrieben hatte.[1]) Dieser Strang ist Anfangs unscharf umgränzt, dann umgiebt er sich mit einer dünnen Endothelhaut, während die inneren Zellen in ihren Verbindungen sich lockern und zu Blutkörpern werden. Er verhält sich demnach wie eine Blutinsel. Das aus ihm hervorgehende Gefäss bezeichnet Ziegler als Stammvene. Wie sich diese Stammvene mit den arteriellen Gefässanlagen verbindet, das bedarf noch besonderer Untersuchung. Wahrscheinlich treibt auch die Stammvene nach Art von Blutinseln Sprossen, die sich unter einander und mit arteriellen Capillarsprossen verbinden und hohl werden. Ist einmal Blut vorhanden, so überschreitet es bald die Embryonalgränzen und tritt zunächst in das weite Röhrennetz ein, das jenseits davon sich ausbreitet. Die Annahme wandungsloser Gefässrinnen, für die sowohl Ziegler als Wenkebach eintreten, beruht auf einem unzweifelhaften Missverständniss. Die dünnen Wandungen der unverhältnissmässig weiten Röhren können leicht übersehen werden, vielleicht mögen sie auch hier und da bei der Präparation platzen.

Woher stammt nun aber die intermediäre Masse? Oellacher lässt sie von den Seiten her in der Mitte zusammenrücken, Ziegler leitet sie von den Urwirbeln, Felix von den Seitenplatten ab.[2]) Meinerseits finde ich eine lockere, unterhalb der

1) Oellacher, Beiträge zur Entwgesch. der Knochenfische 1872. Z. f. wiss. Zool. XXII Heft 4 S. 102 u. Taf. IV Fig. XII 4, XIII 3 u. XIV 5.

2) W. Felix, Beiträge zur Entwgesch. der Salmoniden 1897 in Merkel und Bonnet's anatom. Heften Bd. VIII S. 342 unterscheidet das, was ich oben subchordale Mesenchymspange genannt habe, als „Mesenchymaortenstrang" von seinem „Venenstrang" oder von Oellacher's intermediärer Masse. Letztere Bildung leitet er vom medialen Abschnitt der Seitenplatten ab. Die seitliche Hervorwölbung der betreffenden Massen habe ich zwar während bestimmter Stufen auch gesehen, aber die scharf geprägten Bilder, die Felix zum Beweis eines Hervorgehens aus den Seitenplatten zeichnet, habe ich bis jetzt nicht bekommen. Es ist abzuwarten, ob andere Fischspezies günstigere Anschauungen bieten, als die Salmoniden.

Digitized by Google

Chorda liegende Mesenchymspange, die seitwärts mit dem Urwirbelgewebe zusammenhängt. Sie bildet aber nur das Lager für die Aorten, und, soweit ich sie verfolgen kann, hat sie mit der Bildung der intermediären Masse Nichts zu thun. Diese stammt m. E. von unten her, vom Darmendoblast. Der Rumpf des Embryo liegt Anfangs mit seinem ausgebreiteten Darmendoblast dem Periblast flach auf. Die Darmrinne ist nur als seichte Furche angedeutet, und die Chorda berührt zu der Zeit fast unmittelbar den Endoblast. Eine niedrige Spalte wird durch das Vorhandensein der Subchorda bedingt, und in sie können sich schon ziemlich früh einzelne Mesenchymzellen einschieben. Während nun der Embryo schmaler wird, erheben sich seine Axialgebilde über ihre Unterlage, der Raum zwischen der subchordalen Gewebsspange und dem Periblast nimmt um das mehrfache seiner ursprünglichen Höhe zu, und er wird nun von einem Complex dicht zusammengedrängter Zellen erfüllt. Dieser Complex kann stellenweise zweilappig aussehen. Während früherer Entwickelungsstufen vermag ich ihn vom Darmendoblast nicht zu trennen, auch lässt sich unter ihm noch keine Anlage einer Darmlichtung entdecken. Das Ganze bildet eine ungesonderte Masse, die Verbindungen nach abwärts, aber nicht nach oben hin unterhält. Ich kann die Masse nicht anders deuten, denn als den zusammengeschobenen, seines epithelialen Gefüges baar gewordenen Darmendoblast. In gegebenen Stadien (Lachs von 4 mm) kann man, vom Kopf aus caudalwärts den Schnitten folgend, erkennen, wie der zwischen die Seitenplatten eingeklemmte Endoblast dorsalwärts bis zum Subchordalgebiet heraufreicht, während er ventralwärts mehr und mehr zu einem compacten Strange sich anhäuft. Unter diesem Strange erhält sich der umgebogene Endoblaststreifen als dünne Lage. Bei der Sonderung der Anfangs ungegliederten Masse entsteht die Darmlichtung mit verhältnissmässig dünner Epithelwand in der ventralen Hälfte des Stranges. Seitlich davon, zwischen ihr und der Splanchnopleura, erhält sich die Verbindung der Strangmasse mit den subintestinalen und subpleuralen Zellenschichten. Diese zelligen Verbindungsstreifen werden in der Folge in die Gefässbildung mit einbezogen.[1]) Subpleurale, subintestinale

1) Ich kann für obige Verhältnisse auf die Abbildungen ZIEGLER's verweisen in dessen Aufsatz über die Entst. d. Blutes Taf. XXXVIII Fig. 42 ff. bes. auf Fig 46.

Digitized by Google

und supraintestinale Gefäss- und Blutanlagen muss ich bis zu besserer Belehrung von dem primären Endoblast ableiten.

Als positives Ergebniss obiger Notiz ist festzustellen, dass die Gefässbildung bei Knochenfischen, gleich wie bei anderen Wirbelthieren, auf Grund von Anfangs soliden, netzförmig zusammentretenden Zellensprossen erfolgt. Demzufolge tritt die Gefäss- und Blutbildung der Knochenfische hinsichtlich ihres histologischen Verhaltens nicht aus dem Rahmen der Vorgänge heraus, die wir sonst bei Wirbelthieren beobachten. Unbefriedigend bleibt vorerst noch die eine Abweichung, dass bei Knochenfischen der Angioblast einen anderen Ausgangsort haben soll, als bei den übrigen Wirbelthieren. Diese Abweichung kommt zusammen mit anderen Eigenthümlichkeiten der Knochenfischentwickelung, und es bleibt späteren Forschern vorbehalten, ihr Verständniss anzubahnen. Vorerst kann darauf hingewiesen werden, dass die bei Knochenfischen vorkommende Blutbildung aus dem intraembryonalen Endoblast sich der bei anderen Wirbelthieren vorkommenden secundären Blutbildung in der Leber zur Seite stellen lässt.

Die Gefäss- und Blutbildung bei Batrachiern.

Goette, dessen grosses Unkenwerk man bei Studien über Amphibienentwickelung wohl noch auf lange Zeit hinaus als Ausgangspunkt wählen wird, schreibt dem Mesenchym, oder wie er es nennt, dem Bildungsgewebe eine eigenthümliche Rolle bei der Gefässbildung zu. Die ersten Blutgefässe sollen aus schlauchförmig sich erweiternden Lücken des interstitiellen Bildungsgewebes hervorgehen, die später auftretenden dagegen durch intracelluläres Hohlwerden aneinander gereihter Zellen entstehen. In einer seiner Tafeln (XII Fig. 211) bildet Goette sehr characteristische, in spitze Sprossen auslaufende Gefässanlagen ab, von denen er allerdings einige in unmittelbarem Zusammenhang mit Mesenchymzellen zeichnet. Solch ein Zusammenhang ist m. E. nur scheinbar vorhanden und auf eine Ueberlagerung der beiderseitigen Elemente zurückzuführen. In einer anderen Figur derselben Tafel (Fig. 213) wird das Capillarnetz eines Larvenschwanzes in correcter Weise frei von Mesenchymverbindungen dargestellt. Soviel geht jedenfalls aus Goette's Darstellung hervor, dass auch bei den Batrachiern Gefässanlagen schon frühzeitig in der bekannten Form von Zellensträngen mit spitz auslaufenden Sprossen auftreten. Das Weiter-

Digitized by Google

sprossen bereits durchgängiger Capillaren ist für den Schwanz der Batrachierlarven seit langen Jahren, im Grunde schon seit den Arbeiten von TH. SCHWANN, bekannt und vielfach beschrieben worden.[1]) Ausdrücklich darf ich hier auf den auch neuerdings wiederholten Ausspruch von KOELLIKER hinweisen, wonach bei der Bildung der Blut- und Lymphgefässe des Schwanzes von Froschlarven keine Parenchymzellen zur Bildung verwendet werden, die neueren Gefässe vielmehr nur durch Sprossenbildung der endothelialen grösseren Röhren unter fortgesetzter Theilung ihrer Endothelkerne entstehen.[2])

Das Blut entsteht, wie GOETTE gezeigt hat, ringsherum an der Oberfläche des sogenannten Dotters (oder correcter ausgedrückt des Lecithoblasten). Hier bilden sich, unter Zerklüftung oberflächlicher Dotterzellen, Blutinseln. Es ist dies eine Beobachtung, die unschwer zu bestätigen ist.

Die Gefässbildung bei Säugethieren und beim Menschen.

Auch bei diesem Abschnitt fasse ich mich kurz und knüpfe an litterarische Angaben an. Ein zwischen Splanchnopleura und Endoblast frei ausgebreitetes Gefässblatt und ein gesondertes Herzendothel sind bei Säugethierembryonen von V. HENSEN[3]) zuerst gesehen und abgebildet worden. Auf das Verhalten ausserembryonaler Gefässanlagen und Blutinseln hat man erst in neuerer Zeit einige Aufmerksamkeit gerichtet. So liegen Angaben von BONNET und von SAXER über die Gefässanlagen der Nabelblase bei Wiederkäuern, beim Schwein und bei der Katze vor. BONNET lässt die Blutzellen intravasculär aus den Endothelien entstehen, wogegen SAXER[4]) dafür eintritt, dass Blutzellenherde frei in den Mesenchymmaschen der Nabelblase, d. h. ausserhalb der Gefässbahnen auftreten sollen. Die Wandung bilde sich erst secundär, und secundär trete auch die Verbindung mit dem Gefässsystem ein. Die Anfangs

1) SCHWANN mikroscop. Untersuchungen etc. 1839. S. 184 ff.

2) A. KOELLIKER, Erinnerungen 1899. S. 216.

3) V. HENSEN 1875, Beob. über die Befruchtung und Entw. des Kaninchens und Meerschweinchens. His u. Braune, Zeitschr. f. Anat. u. Entwgesch. Bd. I S. 367 u. Taf. X Fig. 37.

4) SAXER, Ueber die Entwickelung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der rothen und weissen Blutkörperchen in Merkel u. Bonnet's Anat. Heften 1896. S. 460 ff. In betreff der Rolle der Wander- und der Riesenzellen verweise ich auf das Original.

Digitized by Google

in mannigfachen Formen auftretenden Blutzellen sollen aus sog. primären Wanderzellen hervorgehen. Diese Angaben der beiden Forscher weichen von einander und von denen von Graf v. Spee und von Hubrecht ab. Hubrecht's Beobachtungen beziehen sich auf die frühe Entwickelung von Tarsius.[1]) Dieser kleine, von Hubrecht zu den Primaten gerechnete Säuger schliesst sich in seiner Entwickelung dem Menschen insofern an, als er eine nur wenig umfängliche, die Keimblase nicht erfüllende Nabelblase und einen dicken Bauchstiel besitzt. Bevor es in der Nabelblasenwand zur Bildung von Gefässen und von Blutinseln kommt, treten solche Anlagen zwischen dem peripherischen Mesoderm und der placentaren Trophoblastwucherung, sowie im Gewebe des Bauchstieles auf. Ueber die histologischen Einzelheiten macht Hubrecht keine Angaben; als Bildungsstätte der Gefäss- und Blutanlagen sieht er den Mesoblast an. Dem gegenüber weist Graf v. Spee[2]) dem in der Nabelblasenwand auftretenden Blut eine ganz andere Entstehungsweise an. Er schildert in eingehenderer Weise die Bildung eines eigenthümlichen, der Leber vergleichbaren Drüsenapparates in der Wand der Nabelblase. Innerhalb dieser Dottersackdrüsen treten blutkörperchenhaltige Zellen auf, als Abkömmlinge ächter endodermaler Drüsenzellen.

Meine eigenen Erfahrungen über die Nabelblase von menschlichen und von Kaninchenembryonen sind nicht abgeschlossen genug, um mich zu einer zusammenhängenden Mittheilung zu berechtigen. Ich begnüge mich mit Constatirung der Thatsache, dass auch bei Säugethieren Blut- und Gefässe zuerst extraembryonal entstehen und dass die Gefässe, wenn sie einmal gebildet sind, vom umgebenden Mesenchym scharf getrennt bleiben.

Histogenetische Verallgemeinerungen.

Eine Zusammenfassung der histogenetischen Ergebnisse dieser Arbeit führt nicht zu den übersichtlichen Ergebnissen, die ich seit Jahrzehnten von der histologischen Durcharbeitung der Ent-

1) Hubrecht, Die Keimblase von Tarsius 1896. Aus der Festschrift für Carl Gegenbaur S. 152 ff. uud the descent of the Primates. New-York 1897.

2) F. Graf v. Spee, Neue Beob. über sehr frühe Entwickelungsstufen des menschlichen Eies. His u. Braune Archiv 1896 u. Zur Demonstration der Drüsen des m. Dottersackes 1896. Anat. Anz. Bd. XII S. 76.

Digitized by Google

wickelungsgeschichte erhofft hatte. Gleichwohl sind diese Ergebnisse weder unwichtig noch uninteressant.

Gehen wir von den im Verlauf der Furchung entstandenen Blastomeren als den primitivsten Gliedern des werdenden Organismus aus, so sehen wir diese von einem gewissen Zeitpunkt ab, theils zu Keimblättern, theils zu Syncytien zusammentreten. Als eine besondere, durch ihre weitmaschigen Gerüste ausgezeichnete Form von Syncytien haben wir die schon von früh ab so weit verbreiteten Protenchyme zu verstehen.

Die Keimblätter pflegt man kurzweg als Epithelien zu bezeichnen. Das Wort ist für fertige, wohl differenzirte Gewebsformen geschaffen worden, und wenn wir es ohne weitere Beschränkung auf die Keimblätter anwenden, so laufen wir Gefahr, diesen Eigenschaften zuzuschreiben, die ihnen in Wirklichkeit nicht zukommen. Mit Recht hat schon KOLLMANN, gegenüber von KOELLIKER hervorgehoben, dass wir nicht befugt sind, die Keimblattepithelien schon als „Gewebe" zu bezeichnen, sie sind wie KOLLMANN[1]) sich ausdrückt, „Zellenlager", aus denen erst Gewebe entstehen werden. Eine ähnliche Erwägung gilt auch für die primären Syncytien und für die Protenchyme. Auch sie stellen noch undifferenzirtes, oder doch unvollkommen differenzirtes Material dar. Primäre Epithelien und primäre Syncytien und Protenchyme sind die Formen, in denen die lebende Substanz des Keimes sich zeitweise anordnet, und zwischen diesen Formen besteht noch kein tieferer Gegensatz. Aus primären Epithelien, bez. aus Halbepithelien können, wie dies die Geschichte des Mesoblast darthut, Mesenchyme hervorgehen. Andererseits legen sich Theile protenchymatös an, die in der Folge einen mehr oder minder ausgesprochenen Epithelcharacter annehmen. Dies gilt von den Urwirbeln und von den Seitenplatten, es gilt insbesondere auch vom Dotterendoblast von Selachiern, der aus einem freien Zellengerüst schliesslich zum geschlossenen Dottersackepithel wird.

Allein auch in Betreff der primären Epithelien bedarf es noch einer Verständigung, wie weit der Begriff reichen soll. Ich habe oben (S. 297) typische Epithelformen von unvollkommenen Formen unterschieden und darauf hingewiesen, dass nur ein Theil der

1) KOLLMANN im Nachwort zu seinem Aufsatz über den „Randwulst und den Ursprung der Stützsubstanz" in HIS u. BRAUNE's Archiv 1884 S. 464.

Digitized by Google

Keimschichten die typische, nach beiden Seiten hin durch eine Zona limitans geglättete Form erreicht. Gerade bei den Mesoblastschichten tritt die Oberflächenglättung in weiter Ausdehnung nur einseitig ein, und hier wächst die ungeebnet bleibende (basale) Fläche früher oder später zum Mesenchym aus. So liegen uns in den Seitenplatten zwei Zellenschichten von halbepithelialem Gefüge vor, an ihrer dem Coelom zugekehrten Fläche glatt, an der davon abgewendeten in ein Zellengerüst sich auflösend. Hat dies Zellengerüst die glatte Basalfläche des zugehörigen epithelialen Gränzblattes erreicht, so kann es sich nach diesem hin durch eine dünne Limitans nachträglich nochmals abgränzen (Fig. 95).

Der Gegensatz ausgebildeter Epithelien und Mesenchyme äussert sich, abgesehen von der Form der Zellen, im Grad der Raumerfüllung. Für primäre Epithelien trifft indessen der Character nicht durchgehend zu. Sowohl im Ectoderm als im Endoderm treten Auflockerungen des epithelialen Gefüges in weiter Verbreitung auf, meistens als vorübergehende Erscheinung. Zwischen den Zellen können breite Spalten entstehen, wobei der Zusammenhang der Elemente noch durch die beiderseitigen Limitantes gewahrt bleibt (Leiterepithelien).[1]) Gehen auch diese verloren, so kann sich das Epithel in eine unterbrochene Reihe von Zellen auflösen.

Eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit ausgebildeter Mesenchymgewebe gegenüber von den Epithelien liegt im relativen Uebergewicht der Kerne über das Plasma. Bei Blastomeren und bei voll ausgebildeten Epithelien ist in der Verhältnisszahl $\frac{\text{Kern}}{\text{Plasma}}$ der Nenner des Bruches im Allgemeinen grösser, oft sogar erheblich grösser als der Zähler, wogegen die beiden Werthe sich bei den Mesenchymzellen nahestehen, oder der Zähler selbst grösser sein kann, als der Nenner. Dazu kommt, dass die Kerne junger Mesenchymzellen im Allgemeinen sehr chromatinreich zu sein und unverhältnissmässig grosse Kernkörper zu enthalten pflegen.

Auch das Verhältniss zwischen Morphoplasma und Hyaloplasma ist, wenigstens in den ausgebildeten Epithelzellen, ein anderes, als in älteren Mesenchym- und Gefässkeimzellen. Was den Blasto-

1) Eine Darstellung dieser Verhältnisse findet sich in meinem Aufsatz „über mechanische Grundvorgänge etc." S. 72 ff.

Digitized by Google

meren und den aus ihnen hervorgehenden Epithelzellen die plastische Rundung giebt, das ist das Vorhandensein des weichen, bez. flüssigen, einer eigenen Gestaltung entbehrenden Hyaloplasmas. In den Mesenchym- und Gefässkeimzellen tritt das Hyaloplasma im Allgemeinen sehr zurück, und es kann schliesslich soweit reduzirt sein, dass manche Mesenchymzellen nur aus Morphoplasma und aus Kern zu bestehen scheinen.

Fassen wir die physiologischen Leistungen der beiderlei Plasmabestandtheile, die STRASSBURGER mit den Bezeichnungen Kinoplasma und Trophoplasma characterisirt hat, ins Auge, so ist es leicht verständlich, dass Zellen, die fast ausschliesslich aus Kinoplasma bestehen, ganz andere Eigenschaften haben werden, als solche, in denen das Trophoplasma im Uebergewicht ist. Die ursprüngliche Beweglichkeit der Gefässkeim- und Mesenchymzellen und ihre frühzeitige trophische Verkümmerung sind Eigenschaften, die sich ungezwungen aus deren vorwiegender Zusammensetzung aus Kinoplasma ableiten lassen, während andererseits die chemischen Leistungen von Epithelzellen mit dem Reichthum an Trophoplasma in Beziehung gesetzt werden können.

Mesenchymähnliche, aber von diesen verschiedene Bildungen treten auf, wenn in eingeschlossenen Epithelmassen das Hyaloplasma mächtig zunimmt, während das Morphoplasma auf ein feines Fadengerüst reduzirt wird. Solche Pseudomesenchyme kennen wir schon lange aus dem Schmelzorgan der Säugethiere und aus den vorgerückten Stufen der Chorda dorsalis. Sie sind ja auch vielfach, obwohl mit Unrecht für Bindesubstanzen angesehen worden.

Bei der Entwickelung des Dotterendoblasts der Selachier entsteht Protenchym unmittelbar aus dem Syncytium des Periblast. Dabei geht das eine Plasmagerüst direct in das andere über. Die Plasmochoren des Syncytiums unterscheiden sich von ausgebildeten Zellen dadurch, dass sie nicht von Gränzschichten umschlossen sind. Es sind, wenn man den Ausdruck brauchen will, offene Zellen. Wir dürfen demnach auch die aus ihnen hervorgehenden Protenchymzellen als offene Zellen auffassen. Wandelt sich das Endoblastprotenchym nachträglich in Epithel um so kommt es zu einer Umgränzung seiner Elemente, d. h. zu einem Prozess, der als eine Art von Nachfurchung aufgefasst werden kann.

Digitized by Google

Es fragt sich nun, ob wir den Begriff von offenen Zellen auch auf die Mesenchymzellen übertragen dürfen, die aus dem Mesoblast hervorgehen, und deren Gerüstverbindungen erst secundär entstanden sind. Es lässt sich darauf schwer eine entscheidende Antwort geben. Gerade hinsichtlich der Bindesubstanzzellen hat der Begriff offener Zellen viel Verlockendes, weil damit sofort auch die Beziehungen der Zellen zur Intercellularsubstanz in ein klares Verhältniss gebracht werden können. Diese tritt an die Stelle des den Epithelzellen zukommenden Trophoplasmas.

Von einem bestimmten Zeitpunkt ab beginnt die Differenzirung spezifischer Gewebsanlagen. Im Ectoblast sondern sich Medullarplatte, Ganglienanlagen und Hornblatt und in ersterer wiederum die Neuroblasten und die Spongioblasten. Aus den Urwirbeln sondern sich die Muskelzellen oder Myoblasten der Rumpfmuskulatur, aus der Cardiopleura die des Herzens, aus der Splanchnopleura das glatte Muskelgewebe des Eingeweiderohres etc. Mit der Zeit treten dann auch bei verschiedenen Epithelien etwas verschiedene Charactere zu Tage. Jede von diesen Gewebsanlagen hat ihren gegebenen Zeitpunkt der Differenzirung, der in der Regel auf nur kurze Termine beschränkt ist. Auch das Bindesubstanzmesenchym hat seine bestimmte Differenzirungsperiode, die für die verschiedenen Mesenchymanlagen nicht allenthalben dieselbe ist.

Zu den am frühesten sich sondernden Gewebsanlagen gehört der Gefässkeim oder Angioblast. Seine Sonderung erfolgt sehr scharf, und sein Wachsthum geht nach durchaus eigenthümlichen Gesetzen vor sich. Man hat sich viel darüber erwärmt, ob der Gefässkeim aus dem Mesoderm, oder ob er aus dem Endoderm stamme. Das Eine ist sicher, er stammt aus dem Hypoblast, d. h. aus einer histologisch noch ungesonderten Anlage, und er liegt nach erfolgter Abgliederung zwischen Endodermanlage und Mesenchym eingeschoben. Sowie man das Wort Mesoderm als eine topographische Bezeichnung für alle zwischen dem Ectoderm und dem Endoderm liegenden Zellenlagen gebraucht, so kann man mit gutem Gewissen den Gefässkeim zum Mesoderm mit hinzu rechnen. Im Uebrigen erscheint die Reihenfolge der Ablösung unwesentlich. Ob sich eine Schicht als Mesoderm vom Endoderm löst und dann in Mesenchym und Gefässkeim spaltet, oder ob die beiden letzteren Anlagen eine nach der anderen frei

Digitized by Google

werden, das ist offenbar keine Frage von principieller Bedeutung. Sie würde es sein, wenn der Nachweis geliefert wäre, dass das ausserembryonale Mesoderm nach dem Hertwig-Rabl'schen Schema entsteht, dieser Nachweis steht aber bis heute noch aus.

Soll ich zum Schluss noch einmal versuchen, die histologischen Rollen der Keimschichten zu sondern, so komme ich zu folgender Aufstellung:

Der Epiblast liefert das Nervengewebe und die Horngewebe.

Der Hypoblast gliedert sich in

den embryonalen Mesoblast, die gemeinsame Anlage für das quergestreifte und glatte Muskelgewebe, für die Epithelien des Genitalapparates und für die embryonalen Bindesubstanzen,

das ausserembryonale Mesenchym,

den Angioblast, die Anlage des Blutes und der Blutcapillaren,

das Endoderm, die Anlage der Epithelien und Drüsen des Eingeweiderohres.

Der Lecithoblast, da, wo er zur Entwickelung kommt, bildet einen Theil des Hypoblast.

Das alte Räthsel erweist sich zur Zeit immer noch ungelöst: noch können wir nicht sagen, weshalb ein Theil der gegebenen Anlagen zu glattem, ein anderer zu quergestreiftem Muskelgewebe, ein dritter zu Bindesubstanzen wird, und was die Blut- und Capillarzellen bestimmt, so frühzeitig und so scharf sich von ihren scheinbar so nahen Verwandten, den Zellen der Bindesubstanzen, zu scheiden.

Digitized by Google

Inhalt.

	Seite
Einleitung	173
Ueber den Dotter der meroblastischen Eier und dessen Umbildung	176
Begriffe des Dotters oder Deutoplasmas	176
Verschiedene Formen desselben	177
Bezeichnungsweise: Dotterkörner, Dotterplättchen und Dottercytoide	179
Dottercytoide des Vogeleies	181
Dottercytoide des Selachiereies	183
Das Verhalten des Eiplasmas zum Dotter. Die Begriffe von Periblast, Lecithoblast, Dotterorgan u. s. w.	187
Die Scheidung von Keimplasma und Dotter	187
Der Lecithoblast als Zwischenorgan und seine Rolle	188
Lecithoblast und Trophoblast	192
Der Lecithophor von VAN BENEDEN	193
Haupttypen der Lecithoblastbildung bei Wirbelthieren	194
Keimwallbildung beim Hühnchen	195
Der Lecithoblast des Reptilieneies	200
Der Periblast der Selachier	208
Die Bildung des Selachierperiblasts	208
Die Auffassung von RÜCKERT	208
Kerngruppen und Brutnester	211
Innerer Bau der Periblastkerne	213
Kerne mit centrirt angeordnetem Chromatin	114
Kerne mit körnig dissocirtem Chromatin	215
Uebergangsformen und deren Einreihung	216
Bildung polycentrischer Riesenkerne	218
Ueber die angeblich amitotische Theilung der Periblastkerne	219
Auffassung der Amitose	220
Vorgänge beim Umbau der Kerne	223
Die Riesenkernbildung im Lichte der allgemeinen Zellenlehre	223
Nucleoli und Centrosomen	225
Periblastkerne und umgebendes Plasma	226
Vermehrung der Chromatinsubstanzen	227
Ueber das Verhältniss des Periblasts zu den Schichten des Blastoderms	228
Bezeichnungen und deren Feststellung	228
Vorgänge bei der Embryobildung	230
Districteintheilung des Keimes	232
Die Contactränder des Blastoderms mit dem Periblast	234
Fussstück des Darmendoblasts	236
Der Dotterendoblast	238
Die BALFOUR'sche Höhle	242

Digitized by Google

Seite
Ueber das Auftreten und die Vertheilung der Brutnester . . . 244
Die Zellen des Aussenhofes 245
Die Vorgeschichte des Dotterendoblasts vor Bildung des Embryo 245
Die Herkunft der Zellen des Dotterendoblasts 247
Austritt von Zellen aus dem Periblast 247
Die weitere Entwickelung des Dotterendoblasts 256
Der rostrale Contactwulst 258
Zusammenfassung 259
Die Bildung des Dotterendoderms 260
Die Ergänzung des Darmendoderms vom Periblast aus 262
Aus der weiteren Geschichte des Periblasts 263
Das Randmesoderm 264
Zusammensetzung des ausserembryonalen Randmesoderms . . . 268
Das Randmesenchym 269
Der Gefässkeim im Flächenbild 273
Histologischer Character des Gefässkeimes 275
Brutnester und Blutinseln 277
Der embryonale Mesoblast 278
Höhlenbildung 281
Die Bildung von Mesenchymgewebe aus dem Mesoblast 283
Die Trennung der Gefäss- und Bindesubstanzanlagen 284
Die Herkunft von Mesenchym aus dem Mesoblast 286
Das Auftreten der ersten Blutgefässe im Embryo 288
Das Hereinwachsen der Blutgefässanlagen 289
Gefässsprossen im Selachierkeim 290
Allgemeines über Mesenchym 291
Die Endothelbezeichnung 293
Ueber Epithelien 295
Begriffsbestimmungen 297
Die Ausbreitung des embryonalen Mesenchyms 299
Das Weiterwachsen des Mesenchyms 300
Gefässkeim und peripherisches Mesenchym beim Hühnchen . . 301
Vergleichung der Verhältnisse im Selachier- und im Hühnerkeim 305
Das embryonale Mesoderm des Hühnchens 306
Die Gefässbildung im Reptilienkeim 308
Die Gefässbildung im Knochenfischkeim 310
Die subpleurale Schicht und der intermediäre Strang 314
Die Gefäss- und Blutbildung bei Batrachiern 319
Histogenetische Verallgemeinerungen 321
Epithelien, Syncytien und Protenchyme 322
Offene und geschlossene Zellen 324
Differenzirung der primären Gewebsanlagen 325

Digitized by Google

ZEHNTER BAND. (XV. Bd.) Mit 7 Tafeln. hoch 4. 1874. brosch. Preis 21 ℳ.

W. WEBER, Elektrodynam. Maassbestimmungen, insbes. über das Princip der Erhaltung der Energie. 1871. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Untersuch. d. Weges e. Lichtstrahls durch e. belieb. Anzahl v. brechenden sphär. Oberflächen. 1871. 3 ℳ 60 ₰.
C. BRUHNS und E. WEISS, Bestimmung der Längendifferenz zwischen Leipzig und Wien. 1872. 2 ℳ.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 9. Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. d. Schwerspathes. M. 4 Taf. 1872. 2 ℳ.
— Elektr. Untersuch. 10. Abhdl.: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Aragonites. Mit 3 Taf. 1872. 2 ℳ.
C. NEUMANN, Ueber die den Kräften elektrodynam. Ursprungs zuzuschreibenden Elementargesetze. 1873. 3 ℳ 80 ₰.
P. A. HANSEN, Von der Bestimmung der Theilungsfehler eines gradlinigen Maassstabes. 1874. 4 ℳ.
— Ueber d. Darstell. d. grad. Aufsteig. u. Abweich. d. Mondes in Funktion d. Länge in d. Bahn u. d. Knotenlänge. 1874. 1 ℳ.
— Dioptr. Untersuch. mit Berücksicht. d. Farbenzerstreuung u. d. Abweich. wegen Kugelgestalt. 2. Abhdlg. 1874. 2 ℳ.

ELFTER BAND. (XVIII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 21 ℳ.

G. T. FECHNER, Ueber den Ausgangswerth der kleinsten Abweichungssumme, dessen Bestimmung, Verwendung und Verallgemeinerung. 1874. 2 ℳ.
C. NEUMANN, Ueber das von Weber für die elektrischen Kräfte aufgestellte Gesetz. 1874. 3 ℳ.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 11. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Kalkspathes, des Berylles, des Idocrases und des Apophyllites. Mit 3 Taf. 1875. 2 ℳ.
P. A. HANSEN, Ueber die Störungen der grossen Planeten, insbesondere des Jupiter. 1875. 6 ℳ.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 12. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Gypses, des Diopsids, des Orthoklases, des Albits und des Periklins. Mit 4 Taf. 1875. 2 ℳ.
W. SCHEIBNER, Dioptrische Untersuchungen, insbesondere über das Hansen'sche Objectiv. 1876. 3 ℳ.
C. NEUMANN, Das Weber'sche Gesetz bei Zugrundelegung der unitarischen Anschauungsweise 1876. 1 ℳ.
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbes. über die Energie der Wechselwirkung. Mit 1 Taf. 1878. 2 ℳ.

ZWÖLFTER BAND. (XX. Bd.) Mit 13 Tafeln. hoch 4. 1883. brosch. Preis 22 ℳ.

W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 13. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Apatits, Brucits, Coelestins, Prehnits, Natroliths, Skolezits, Datoliths und Axinits. Mit 3 Taf. 1878. 2 ℳ.
W. SCHEIBNER, Zur Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1879. 5 ℳ.
— Supplement zur Abhandlung über die Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1880. 1 ℳ 50 ₰.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 14. Abhdlg.: Ueb. d. pnoto- u. thermoelektr. Eigensch. d. Flussspathes. M. 3 Taf. 1879. 2 ℳ.
C. BRUHNS, Neue Bestimmung der Längendifferenz zwischen der Sternwarte in Leipzig und der neuen Sternwarte auf der Türkenschanze in Wien. 1880. 2 ℳ 40 ₰.
C. NEUMANN, Ueber die peripolaren Coordinaten. 1880. 1 ℳ 50 ₰.
— Die Vertheilung der Elektricität auf einer Kugelcalotte. 1880. 2 ℳ 40 ₰.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 15. Abhandlung: Ueber die aktino- und piezoelektrischen Eigenschaften des Bergkrystalles und ihre Beziehung zu den thermoelektrischen. Mit 4 Tafeln. 1881. 2 ℳ.
— Elektr. Untersuchungen. 16. Abhdlg.: Ueb. die thermoelektr. Eigensch. d. Helvins, Mellits, Pyromorphits, Mimetesits, Phenakits, Pennins, Dioptases, Strontianits, Witherits, Cerussits, Euklases und Titanits Mit 3 Taf. 1882. 2 ℳ.
— Elektr. Untersuch. 17. Abhdlg.: Ueber die bei einigen Gasentwickelungen auftretenden Elektricitäten. 1883. 1 ℳ 80 ₰.

DREIZEHNTER BAND. (XXII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 30 ℳ.

G. T. FECHNER, Ueber die Frage des Weber'schen Gesetzes u. Periodicitätsgesetzes im Geb. d. Zeitsinnes. 1884. 2 ℳ 80 ₰.
— Ueber die Methode der richtigen und falschen Fälle in Anwendung auf die Maassbestimmungen der Feinheit oder extensiven Empfindlichkeit des Raumsinnes. 1884. 7 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die bei der Untersuchung von Gelenkbewegungen anzuwendende Methode, erläutert am Gelenkmechanismus des Vorderarmes beim Menschen. Mit 4 Taf. 1885. 2 ℳ.
F. KLEIN, Ueber die ellipt. Normalcurven der n^{ten} Ordnung u. zugehörige Modulfunctionen der n^{ten} Stufe 1885. 1 ℳ 80 ₰.
C. NEUMANN, Ueber die Kugelfunctionen P_n und Q_n, insbesondere über die Entwicklung der Ausdrücke $P_n(zz_1 + \sqrt{1-z^2}\sqrt{1-z_1^2}\cos\Phi)$ und $Q_n(zz_1 + \sqrt{1-z^2}\sqrt{1-z_1^2}\cos\Phi)$. 1886. 2 ℳ 40 ₰.
W. HIS, Zur Geschichte des menschl. Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Mit 1 Taf. u. 10 Holzschn. 1886. 2 ℳ.
H. BRUNS, Über eine Aufgabe der Ausgleichungsrechnung 1886. 2 ℳ.
B. LEUCKART, Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues u. der Lebensgeschichte der Nematoden. Mit 3 Taf. 1887. 7 ℳ.
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. 1. Abhdlg. Mit 11 Holzschn. 1887. 3 ℳ 20 ₰.

VIERZEHNTER BAND. (XXIV. Bd.) Mit 54 Taf. u. 1 geolog. Karte. hoch 4. 1888. brosch. Preis 42 ℳ.

J. WISLICENUS, Über die räumliche Anordnung der Atome in organischen Molekulen und ihre Bestimmung in geometrisch-isomeren ungesattigten Verbindungen. Mit 186 Fig. 2. Abdruck. 1889. 4 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Untersuchungen über die Gelenke des menschlichen Armes. 1. Th.: Das Ellenbogengelenk von O. Fischer. 2. Th.: Das Handgelenk von W. Braune und O. Fischer. Mit 12 Holzschn. u. 15 Taf. 1887. 5 ℳ.
J. P. MALL, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Mit 6 Taf. 1887. 5 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Das Gesetz der Bewegungen in den Gelenken an der Basis der mittleren Finger und im Handgelenk des Menschen. Mit 2 Holzschn. 1887. 1 ℳ.
O. DRASCH, Untersuch. über die papillae foliatae et circumvallatae d. Kaninchens u. Feldhasen. Mit 8 Taf. 1887. 4 ℳ.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 18. Abhandlung: Fortsetzung der Versuche über das elektrische Verhalten der Quarz- und der Boracitkrystalle. Mit 3 Taf. 1887. 2 ℳ.
W. HIS, Zur Gesch. des Gehirns, sowie der centralen u. peripher. Nervenbahnen. Mit 3 Taf. u. 27 Holzschn. 1888. 8 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Antheil, den die einzelnen Gelenke des Schultergürtels an der Beweglichkeit des menschlichen Humerus haben. Mit 3 Taf. 1888. 1 ℳ 60 ₰.
G. HEINRICIUS und H. KRONECKER, Beiträge zur Kenntniss des Einflusses der Respirationsbewegungen auf den Blutlauf im Aortensysteme Mit 5 Taf. 1888. 1 ℳ 80 ₰.
J. WALTHER, Die Korallenriffe d. Sinaihalbinsel. Mit 1 geolog. Karte, 7 lithogr. Taf., 1 Lichtdrucktaf. u. 34 Zinkotyp. 1888. 6 ℳ.
W. SPALTEHOLZ, Die Vertheilung der Blutgefässe im Muskel. Mit 3 Taf. 1888. 1 ℳ 80 ₰.
S. LIE, Zur Theorie der Berührungstransformationen 1888. 1 ℳ.
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. Zweite Abhandlung. Mit 19 Holzschn. 1888. 6 ℳ.

FÜNFZEHNTER BAND. (XXVI. Bd.) Mit 42 Tafeln. hoch 4. 1890. brosch. Preis 35 ℳ.

B. PETER, Monographie der Sternhaufen G. C. 4460 und G. C. 1440, sowie einer Sterngruppe bei o Piscium. Mit 2 Taf. und 2 Holzschn. 1889. 4 ℳ.
W. OSTWALD, Über die Affinitätsgrössen organ. Sauren u. ihre Bezieh. zur Zusammensetz. u. Constitution ders. 1889. 5 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die Rotationsmomente der Beugemuskeln am Ellbogengelenk des Menschen. Mit 5 Taf. und 6 Holzschn. 1889. 3 ℳ.
W. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Mit 4 Taf. 1889. 3 ℳ.
W. PFEFFER, Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889. 5 ℳ.
A. SCHENK, Über Medullosa Cotta und Tubicaulis Cotta Mit 3 Taf. 1889. 2 ℳ.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen. Mit 17 Taf. und 18 Fig. 1889 8 ℳ.
W. HIS, Die Formentwickl. des menschl. Vorderhirns vom Ende des 1. bis z. Beginn des 3. Monats Mit 1 Taf. 1889. 2 ℳ 80 ₰.
J. GAULE, Zahl und Vertheilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Mit 10 Taf. 1889. 3 ℳ.

SECHZEHNTER BAND. (XXVII. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 21 ℳ.

P. STARKE, Arbeitsleistung u. Warmeentwickelung bei der verzögerten Muskelzuckung. Mit 9 Taf. u. 3 Holzsch. 1890. 6 ℳ.
W. PFEFFER, I. Über Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper — II. Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen nebst Bemerk. über d. Aggregatzustand d. Protoplasmas u. über osmotische Vorgänge Mit 2 Taf. und 1 Holzschn. 1890. 7 ℳ.
J. WALTHER, Die Denudation in der Wüste und ihre geologische Bedeutung. Untersuchungen über die Bildung der Sedimente in den agyptischen Wüsten. Mit 8 Taf. und 99 Zinkatzungen. 1891. 8 ℳ.

SIEBZEHNTER BAND. (XXIX. Bd.) Mit 43 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 33 ℳ.

W. HIS, Die Entw. d. menschl. Rautenhirns v. Ende d. 1. b. z. Beginn d. 3. Monats. I. Verlang. Mark. M. 4 Taf. u. 18 Holzsch. 1891. 4 ℳ.
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Die Beweg. d. Kniegelenks, n. e. neu. Meth. am leb. Menschen gemess. Mit 19 Taf. u. 6 Fig. 1891. 5 ℳ.
R. HAHN, Mikrometr. Vermess. d. Sternhaufens 2762, ausgef. am zwolffüss. Aquatoreal d. Leipz. Sternwarte. M. 1 Taf. 1891. 6 ℳ.
F. MALL, Das reticulirte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Mit 11 Taf. 1891. 5 ℳ.
L. KREHL, Beiträge zur Kenntniss der Füllung und Entleerung des Herzens. Mit 7 Taf. 1891. 5 ℳ.
J. HARTMANN, Die Vergrösserung des Erdschattens bei Mondfinsternissen. Mit 1 lithogr. Taf. u. 3 Textfig. 1891. 8 ℳ.

Digitized by Google

ABHANDLUNGEN

DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN ZU LEIPZIG.

MATHEMATISCH-PHYSISCHE CLASSE.

ERSTER BAND. (I. Bd.*) Mit 3 Tafeln. hoch 4. 1852. brosch. Preis 13 ℳ 60 ₰.

A. F. MÖBIUS, Ueber die Grundformen der Linien der dritten Ordnung. Mit 1 Taf. 1849. 2 ℳ 40 ₰.
P. A. HANSEN, Auflösung eines beliebigen Systems von linearischen Gleichungen. — Ueber die Entwickelung der Grösse $(1-2\alpha H+\alpha^2)^{-\frac{1}{2}}$ nach den Potenzen von α. 1849. 1 ℳ 20 ₰.
A. SEEBECK, Ueber die Querschwingungen elastischer Stäbe. 1849. 1 ℳ
C. F. NAUMANN, Ueber die cyclocentrische Conchospirale u. über das Windungsgesetz v. Planorbis Corneus. 1849 1 ℳ
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen (Widerstandsmessungen). 2. Abdruck. 1863. 3 ℳ
F. REICH, Neue Versuche mit der Drehwaage. 1852 2 ℳ
M. W. DROBISCH, Zusätze zum Florentiner Problem. Mit 1 Taf. 1852. 1 ℳ 60 ₰.
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen (Diamagnetismus). Mit 1 Taf. 2. Abdruck. 1867. 2 ℳ

ZWEITER BAND. (IV. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1855. brosch. Preis 20 ℳ

M. W. DROBISCH, Ueber musikalische Tonbestimmung und Temperatur. Mit 1 Taf. 1852. 3 ℳ
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. I. Mit 18 Taf. 1852. 4 ℳ
P. A. HANSEN, Entwickelung des Products einer Potenz des Radius Vectors mit dem Sinus oder Cosinus eines Vielfachen der wahren Anomalie in Reihen, die nach den Sinussen oder Cosinussen der Vielfachen der wahren, excentrischen oder mittleren Anomalie fortschreiten. 1853. 3 ℳ
— Entwickelung der negativen und ungraden Potenzen der Quadratwurzel der Function $r^2+r'^2-2rr'(\cos U\cos U'+\sin U\sin U'\cos J)$. 1854. 3 ℳ
O. SCHLÖMILCH, Ueber die Bestimmung der Massen und der Trägheitsmomente symmetrischer Rotationskörper von ungleichförmiger Dichtigkeit. 1854. 60 ₰.
— Ueber einige allgemeine Reihenentwickelungen und deren Anwendung auf die ellipt. Functionen. 1854. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Die Theorie des Aequatoreals. 1855. 2 ℳ 40 ₰.
C. F. NAUMANN, Ueber die Rationalität der Tangenten-Verhältnisse tautozonaler Krystallflächen. 1855. 1 ℳ
A. F. MÖBIUS, Die Theorie der Kreisverwandtschaft in rein geometrischer Darstellung. 1855. 2 ℳ

DRITTER BAND. (V. Bd.) Mit 15 Tafeln. hoch 4. 1857. brosch. Preis 19 ℳ 20 ₰.

M. W. DROBISCH, Nachträge zur Theorie der musikalischen Tonverhältnisse. 1855. 1 ℳ 20 ₰.
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Methode z. Berechn. d. absol. Störung. d. klein. Planeten. 1. Abhdlg. 1856. 3 ℳ
R. KOHLRAUSCH und W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere Zurückführung der Stromintensitäts-Messungen auf mechanisches Maass. 2. Abdruck. 1889. 1 ℳ 60 ₰.
H. D'ARREST, Resultate aus Beobachtungen der Nebelflecken und Sternhaufen. Erste Reihe. 1856. 2 ℳ 40 ₰.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 1. Abhdlg.: Ueb. d. Mess. d. atmosph. Elektricität nach absol. Maasse. M. 2 Taf. 1856 6 ℳ
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. II. Mit 13 Taf. 1857. 4 ℳ

VIERTER BAND. (VI. Bd.) Mit 29 Tafeln. hoch 4. 1859. brosch. Preis 22 ℳ 50 ₰.

P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Methode z. Berechn. d. absol. Störungen d. klein. Planeten. 2. Abhdlg. 1857. 4 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuchungen. 2. Abhdlg.: Ueber die thermo-elektr. Eigensch. des Boracites. 1857. 2 ℳ 40 ₰.
— Elektr. Untersuch. 3. Abhdl.: Ueber Elektricitätserregung zwischen Metallen und erhitzten Salzen. 1858. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Theorie der Sonnenfinsternisse und verwandten Erscheinungen. Mit 2 Taf. 1858. 6 ℳ
G. T. FECHNER, Ueber ein wicht. psychophys. Grundgesetz u. dessen Beziehung zur Schätzung der Sterngrössen. 1858. 2 ℳ
W. HOFMEISTER, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zelltheilung wachsendem Endosperm. Mit 27 Taf. 1859. 8 ℳ

FÜNFTER BAND. (VII. Bd.) Mit 30 Tafeln. hoch 4. 1861. brosch. Preis 24 ℳ

W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 4. Abhdlg.: Ueber das Verhalten d. Weingeistflamme in elektr. Beziehung. 1859. 2 ℳ
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Meth. z. Berechn. d. absol. Störung. d. klein. Planeten. 3. Abhdlg. 1859. 7 ℳ 20 ₰.
G. T. FECHNER, Ueber einige Verhältnisse des binocularen Sehens. 1860. 5 ℳ 60 ₰.
G. METTENIUS, 2 Abhdlgen.. I. Beitr. z. Anatomie d. Cycadeen. Mit 5 Taf. II. Ueber Seitenknospen bei Farnen. 1860. 3 ℳ
W. HOFMEISTER, Neue Beitr. z. Kenntn. d. Embryobildung d. Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Mit 25 Taf. 1861. 8 ℳ

SECHSTER BAND. (IX. Bd.) Mit 10 Tafeln. hoch 4. 1864. brosch. Preis 19 ℳ 20 ₰.

W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 5. Abhdl.: Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 1. Theil. 1861. 1 ℳ 60 ₰.
— Messungen über die Absorption der chemischen Strahlen des Sonnenlichtes. 1862. 1 ℳ 20 ₰.
P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn. d. in d. Mondtafeln angewandten Störungen. 1. Abhdl. 1862. 9 ℳ
G. METTENIUS, Ueber den Bau von Angiopteris. Mit 10 Taf. 1863. 4 ℳ 40 ₰.
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere über elektrische Schwingungen. 1864. 3 ℳ

SIEBENTER BAND. (XI. Bd.) Mit 5 Tafeln. hoch 4. 1865. brosch. Preis 17 ℳ

P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn. d. in d. Mondtafeln angewandten Störungen. 2. Abhdl. 1864. 9 ℳ
G. METTENIUS, Ueber die Hymenophyllaceae. Mit 5 Taf. 1864. 3 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Relationen einestheils zw. Summen u. Differenzen u. anderntheils zw. Integralen u. Differentialen. 1865. 2 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 6. Abhdl.: Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 2. Theil. 1865. 2 ℳ 80 ₰.

ACHTER BAND. (XIII. Bd.) Mit 3 Tafeln. hoch 4. 1869. brosch. Preis 24 ℳ

P. A. HANSEN, Geodätische Untersuchungen. 1865. 5 ℳ 60 ₰.
— Bestimmung des Längenunterschiedes zwischen den Sternwarten zu Gotha und Leipzig, unter seiner Mitwirkung ausgeführt von Dr. Auwers und Prof. Bruhns im April des Jahres 1865. Mit 1 Figurentafel. 1866. 2 ℳ 80 ₰.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 7. Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. d. Bergkrystalles. M. 2 Taf. 1866. 2 ℳ 40 ₰.
P. A. HANSEN, Tafeln der Egeria mit Zugrundelegung der in den Abhandlungen der K. S. Ges. d. Wiss. in Leipzig veröffentlichten Störungen dieses Planeten berechnet und mit einleitenden Aufsätzen versehen. 1867. 6 ℳ 80 ₰.
— Von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1867 6 ℳ

NEUNTER BAND. (XIV. Bd.) Mit 6 Tafeln. hoch 4. 1871. brosch. Preis 18 ℳ

P. A. HANSEN, Fortgesetzte geodätische Untersuchungen, bestehend in zehn Supplementen zur Abhandlung von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1868. 5 ℳ 40 ₰.
— Entwickelung eines neuen veränderten Verfahrens zur Ausgleichung eines Dreiecksnetzes mit besonderer Betrachtung des Falles, in welchem gewisse Winkel vorausbestimmte Werthe bekommen sollen. 1869. 3 ℳ
— Supplem. z. d. geodät. Untersuch. benannten Abhdlg., die Reduction d. Winkel eines sphäroid. Dreiecks betr. 1869. 2 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 8. Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. des Topases. Mit 4 Taf. 1870. 2 ℳ 40 ₰.
P. A. HANSEN, Bestimmung der Sonnenparallaxe durch Venusvorübergänge vor der Sonnenscheibe mit besonderer Berücksichtigung des im Jahre 1874 eintreffenden Vorüberganges. Mit 2 Planigloben. 1870. 3 ℳ
G. T. FECHNER, Zur experimentalen Aesthetik. 1. Theil. 1871. 2 ℳ

*) Die eingeklammerten römischen Ziffern geben die Zahl des Bandes in der Reihenfolge der Abhandlungen beider Classen an

Digitized by Google

ÜBER

RHYTHMISCHE, ELEKTRISCHE VORGÄNGE IM QUERGESTREIFTEN SKELETTMUSKEL.

VON

DR. MED. SIEGFRIED GARTEN,

PRIVATDOCENT UND ASSISTENT AM PHYSIOLOGISCHEN INSTITUT ZU LEIPZIG.

Des XXVI. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften

N° V.

MIT 13 DOPPELTAFELN.

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER
1901.

Einzelpreis: 5 Mark 50 Pf.

Digitized by Google

HARVARD COLLEGE
APR 190
LIBRARY
Parker fund

Vorgetragen für die Abhandlungen am 7. Januar 1901.
Das Manuscript eingeliefert am 7. Januar 1901.
Den letzten Bogen druckfertig erklärt am 4. März 1901.

Digitized by Google

ÜBER

RHYTHMISCHE, ELEKTRISCHE VORGÄNGE IM QUERGESTREIFTEN SKELETTMUSKEL.

VON

DR. MED. SIEGFRIED GARTEN,

PRIVATDOCENT UND ASSISTENT AM PHYSIOLOGISCHEN INSTITUT ZU LEIPZIG.

Digitized by Google

Die Fähigkeit, auf eine Einwirkung mit einer rhythmischen Reihe von Erregungen zu antworten, wird der quergestreiften Stammesmuskulatur nur dann zuerkannt werden dürfen, wenn der Reiz, welcher die rhythmischen Vorgänge veranlasst, wirklich keine Discontinuität, auch nicht im Keime in sich birgt. Wenn man nach diesem Grundsatz verfährt, so werden viele von den Beobachtungen, welche rhythmische Vorgänge am quergestreiften Skelettmuskel betreffen, sich nicht zu einem vollgültigen Beweis der rhythmischen Fähigkeit dieses Gebildes zusammenfassen lassen.

Während wir insbesondere für den Herzmuskel Beobachtungen besitzen, welche seine Fähigkeit auf einen nicht discontinuirlichen Reiz eine rhythmische Erregungsreihe zu liefern, streng beweisen[1]), sind für den Skelettmuskel nur wenige in diesem Sinne ausdeutbare Thatsachen vorhanden.

An die von Hering[2]) 1879 gemachten Beobachtungen der rhythmischen Erregungen des Musculus Sartorius durch seinen eigenen Strom, wie auch durch schwache constante Ströme, reihten sich die ausführlichen Untersuchungen von Biedermann über rhythmische durch chemische[3]) Reizung bedingte Contractionen des Muskels und über das gleiche Verhalten bei Einwirkung des constanten Stromes.[4]) Für eine grosse Zahl der von den genannten Forschern beschriebenen Erscheinungen konnte die oben angedeutete Möglichkeit zur Erklärung herangezogen werden, dass nämlich der Reiz selbst, also bspw. der constante Strom durch mechanische Veränderungen des Muskels zeitlich in wechselnder Stärke auf eine Muskelstelle einwirkt, und so zu einem discontinuirlichen Reize wird. Eine solche Erklärung ist für das rhythmische Pulsiren der in bestimmte Salzlösungen gebrachten Sartorien unzureichend. Hier muss mit grosser Wahrscheinlichkeit ein Vorgang im Muskel angenommen werden, wie er der rhythmischen Erregung der ganglienlosen Herzspitze entspricht.

Bei dem erstgenannten Reizmittel, dem constanten Strom, wird man um so weniger an eine Wirkung von Stromschwankungen

denken, je geringer die Verschiebungsmöglichkeit der „physiologischen Elektroden" also auch je kürzer bspw. die Zwischenzeit zwischen zwei Erregungen ist. Gerade als Beispiel für eine solche Veränderung der Stromwirkung auf einzelne Muskeltheile in Folge der Contraction, Bildung secundärer Kathoden und dadurch bedingter localer Erregungen, kann die von HERMANN für das galvanische Wogen gegebene Erklärung gelten[5]). Bei den bisherigen Versuchen war zwar durch entsprechende Zuleitung der Ströme der Verschiebung nach Möglichkeit gesteuert, aber die Zwischenzeiten zwischen den einzelnen Erregungen betrugen einen sehr bedeutenden Bruchtheil einer Secunde, konnten doch die mechanischen Reizerfolge mit blossem Auge festgestellt und in vielen Fällen leicht gezählt werden. Auch bei den von BIEDERMANN graphisch verzeichneten Zacken oder Wellen des Schliessungs- und Oeffnungstetanus, besonders bei seiner Auflösung in einzelne Zuckungen, handelte es sich um ebenfalls relativ lange Zeiten. Die Zuführung des Stromes von den Knochen aus schränkte bei diesen Versuchen allerdings die Möglichkeiten der mechanisch bedingten Stromesschwankungen wesentlich ein.

Noch auf einem ganz anderen Wege würde man zu einem Wahrscheinlichkeitsbeweis, dass dem Muskel rhythmische Fähigkeiten innewohnen, gelangen können: Wenn bei sehr verschiedenartigen äusseren Einwirkungen der Muskel immer wieder Erregungen in ähnlichen Zwischenräumen erzeugt, so ist es schwer denkbar, dass bei den verschiedenartigen Reizen äussere Verhältnisse die gleiche Discontinuität veranlassten. Allerdings hat BIEDERMANN bei Reizung des Muskels mit dem constanten Strom in Bezug auf die längeren Perioden der Schliessungs- und Oeffnungscontraction beobachtet, dass die Dauer der Zwischenzeiten von Fall zu Fall eine andere war. Auch die Rhythmen ENGELMANN's[6 u. 7]) an der glatten Muskulatur des Ureter unterschieden sich sehr durch ihre Dauer.*) Im Hinblick auf diese Befunde und die Beobachtungen v. FREY's[8]) über den Schliessungstetanus vom Nerven aus, sagt BIEDERMANN sogar, auf eine Aeusserung des letzteren Forschers Bezug nehmend, er glaube nicht, dass die genannten Gebilde für einen bestimmten Rhythmus eingerichtet seien.

*) Auf die Anschauung ENGELMANN's über den Ursprung dieser und ähnlicher Rhythmen gehe ich hier nicht ein, da dieselbe von BIEDERMANN (XI. Mittheilung S. 18) bereits einer ausführlichen Besprechung unterzogen wurde.

Digitized by Google

Bei Gelegenheit einer anderen Untersuchung konnte ich nun rhythmische Erscheinungen am Musculus sartorius des Frosches beobachten, die einerseits in sehr kurzen Perioden auftraten, andererseits unter Einwirkung sehr verschiedener äusserer Reize eine mittlere Rhythmik bewahrten. Diese Erscheinungen wurden an der galvanischen Wirkung des Muskels erkannt, wie sie bei der Querschnittsanlegung in den Capillarelektrometercurven hervortrat: Es handelte sich, dem elektrischen Vorgang nach zu urtheilen, um eine ganze Reihe von „Reizwellen", welche von der frischen Querschnittsstelle aus bei mittlerer Temperatur in Intervallen von etwa 0.009" den Muskel durchliefen. Von dieser Beobachtung ausgehend habe ich in folgenden Einzeluntersuchungen die rhythmischen Erscheinungen am gleichen Muskel studirt:

I. In zahlreichen Versuchen wurde unter sehr verschiedenen Bedingungen, Veränderung der Ableitungsstellen, der Temperatur und des Erregbarkeitszustandes des Muskels, der gesetzmässige Verlauf der Erscheinungen bei der Querschnittsanlegung verfolgt, um so gründlicher, als bisher gegen die nur mit dem Capillarelektrometer gefundenen Thatsachen eine gewisse Vorsicht geboten schien. Insbesondere war gerade bei dem wellenartigen Verlauf der Curven der Verdacht auf eine Störung der Quecksilbersäule durch Erschütterungen mit Sorgfalt zu prüfen.

II. Zum Vergleich der rhythmischen elektrischen Erscheinungen wurde sodann der Ablauf des ein und zweiphasischen Actionsstromes in einer Reihe von Versuchen mitgetheilt, bei denen die äusseren Bedingungen jenen bei der Querschnittsanlegung bestehenden möglichst gleich gemacht waren. (Beobachtungen an der Reizstelle.)

III. Bei Durchströmung des Muskels mit dem constanten Strom liessen sich unter Umständen, wo eine kräftige Schliessungsdauercontraction zu erwarten war, Reizwellen*) von gleichem Rhythmus nachweisen, wie sie bei der Querschnittsanlegung beobachtet wurden. In diesem Fall wurde zugleich die graphische Verzeichnung der Muskel-

*) Der von Bernstein eingeführte Ausdruck „Reizwelle" wurde im Folgenden der Kürze halber vielfach für die elektrischen Vorgänge angewendet, doch sollen damit ihre Beziehungen zum Erregungsvorgang in keiner Weise festgelegt sein.

Digitized by Google

contraction vorgenommen, um fezustellen, welchen Einfluss die beschriebenen Wellen auf den mechanischen Reizerfolg ausübten.

IV. Wellen gleicher Ordnung traten nun auch beim Schliessungstetanus vom Nerven aus im Muskel auf, und hier konnte an Curven mit gleichzeitiger Verzeichnung des mechanischen und galvanischen Reizerfolges das Verhältniss beider Vorgänge zu einander studirt werden. Für die letztgenannte Reihe von Experimenten finden meine Beobachtungen eine Bestätigung in den bereits von B. SANDERSON[9]) beschriebenen, aber noch nicht eingehend untersuchten, rhythmischen Wellen, wie er sie bei sehr verschiedenen Reizungen des Muskels vom Nerven aus erhalten hat.

Zur Beurtheilung der Ergebnisse und der bei den Versuchen möglichen Fehlerquellen erscheint es angezeigt, gleich an dieser Stelle einen Ueberblick über die Versuchsanordnungen und Apparate zu geben. Ich werde die Apparate gleich hier in Zusammenhang mit den entsprechenden Versuchsanordnungen ausführlich beschreiben. Bei den einzelnen Versuchsreihen wird dann ein kurzer Hinweis auf die folgende Beschreibung ausreichen.

Beschreibung der Versuchsanordnungen und Apparate.

Bei allen Versuchen kam die in unserem Institut neu eingerichtete Capillarelektrometeranordnung in Verwendung. Bei dieser kann ich mich kurz fassen, da sie bis auf einige genauer zu schildernde Neuerungen nach dem BURCH'schen[10]) Muster eingerichtet wurde. Zur Ausspannung des Muskels und Ableitung des Stromes diente in den meisten Versuchen ein kleiner Spannapparat der nach dem Vorbild des von HERMANN[11]) beschriebenen Spannbrettchens gefertigt wurde und sich von diesem durch gewisse, für die vorliegende Untersuchung nöthige Abänderungen, wie mehrere ableitende Elektroden, Einrichtung einer graphischen Verzeichnung der Contractionen mit Spiegel unterschied.

Für die Versuche der Querschnittsanlegung an den Muskel diente eine einfache, vielleicht am besten als Schleuderapparat zu bezeichnende Einrichtung. Um in einem bestimmten Augenblick selbstthätig einen oder mehrere Contacte in gewissem Intervall zu öffnen oder zu schliessen, wie es zur Reizung mit dem constanten oder Inductionsstrom gebraucht wurde, und um zugleich

Digitized by Google

eine Nebenschliessung zum Capillarelektrometer herzustellen oder zu entfernen, diente ein elektromagnetischer Contactapparat. Derselbe gestattete optisch sehr genau den Zeitpunkt jener Vorgänge zu markiren.

Die verwendete Capillare war in ihrem engen Theil so kurz wie möglich, und gehörte, wie die Aichungscurven zeigen, (Fig. 12 u. 13, Taf. II) zu den sehr rasch reagirenden. Zur Projection diente ein von der Firma C. Zeiss für den besonderen Zweck auf 0,6 mm Deckglasdicke corrigirter Apochromat von 8 mm Brennweite und ein Zeiss'sches Projectionsocular 2. Das Bild wurde in 150 ctm Entfernung durch den Spalt und eine Cylinderlinse auf der vorbeischwingenden Platte entworfen. Bei dieser Art der Projection ist das entworfene Bild ein aufrechtstehendes. Bewegt sich also in der Capillare, welche im Elektrometer mit ihrer Spitze nach abwärts gerichtet ist, das Quecksilber abwärts, so kommt diese Bewegung in den Photographien durch eine Senkung der Grenzlinie zwischen dunkelem und hellem Theil zum Ausdruck. An Stelle des durch Gewichte angetriebenen Pendels diente ein ebenfalls äquilibrirtes Pendel, welches durch Federkraft in Bewegung gesetzt wurde. Die Geschwindigkeit desselben in der Zeit, wo die Platte den Spalt passirte, konnte bei gleicher Federspannung als constant angesehen werden. Dieselbe liess sich durch Federspannung in weiten Grenzen (etwa 20—200 ctm.) verändern.

Eine Neuerung, welche das Messen und namentlich die directe Beurtheilung der erhaltenen Curven sehr erleichterte, ist folgende: Die directe Aufzeichnung eines Coordinatensystems auf die vorbeischwingende Platte. Horizontallinien, welche die Höhendifferenzen der von der Quecksilberkuppe geschriebenen Curve leicht erkennen lassen, erhält man oft unabsichtlich durch Ungleichheiten des Spaltes. (Vergl. Hermann[12]). Um solche, und zwar möglichst feine Horizontallinien zu erhalten, erwies sich nach mehrfachen Versuchen folgendes Verfahren am brauchbarsten. Man stellt auf der planen Seite der planconvexen Cylinderlinse eine feine Millimetertheilung her.*) Es ist ohne Weiteres klar, dass bei der grossen Entfernung des Projectionsoculares die nahezu homocentrischen Strahlen auf der etwa 2 ctm

*) Die Firma Zeiss fertigte mir die 13 ctm lange Cylinderlinse nebst Teilung in der zuvorkommendsten Weise an.

Digitized by Google

von der Linie entfernten lichtempfindlichen Platte ausreichend scharfe Schattenbilder der Diamantstriche erzeugen. Der Abstand derselben wird im Vergleich zum Abstand der Striche selbst um wenig, aber um gleiche Werthe vergrössert sein. Da es sich bei der Bewegung des Quecksilbermeniscus um Verhältnisswerthe handelt, ist dieses gleichgültig.

Die senkrechten feinen Striche, deren Abstand auf der Platte (vergl. die Abbildungen) bestimmten Zeitwerthen entsprach, liefert in sehr einfacher Weise eine äusserst rasch rotirende Episkotisterscheibe. Dieselbe war aus Pappe hergestellt. An ihrer Peripherie befanden sich ringsum gleichmässige Ausschnitte, zwischen denen sich feine undurchsichtige Speichen befanden. Jede zehnte Speiche war um einen bestimmten Betrag breiter als die übrigen, und so gelang es leicht, ein Ordinatensystem mit Hervorhebung der Zehner zu erhalten. Die Wirkung des Episkotisters ist leicht zu verstehen. Befindet sich der Episkotister in der optischen Axe des Apparates, so wird, selbst wenn er eine beträchtliche Strecke von dem Spalt entfernt ist, jedesmal, wenn eine Speiche den Spalt verdeckt, für einen kurzen Augenblick das Licht abgeblendet. Ist der Episkotister so eingestellt, dass die Drehungsachse der Episkotisterscheibe sich mit dem Spalte in ein und derselben durch die optische Achse des Mikroskopes gelegten Ebene befindet, so wird der Schatten jeder Speiche beim Vorübergehen jedesmal zu gleicher Zeit den ganzen Spalt verdecken, und es hebt sich mit grosser Genauigkeit auf der vorbeischwingenden Platte durch eine feine Linie der gleiche Zeitmoment von der Umgebung ab. Auf demselben Princip abwechselnder Verdunklung hatte bereits BURDON-SANDERSON[13a]) durch unruhiges Brennen der Bogenlampe in einer seiner Curven eine Art Ordinatensystem erhalten. Mit Hülfe eines Elektromotors, dessen Antrieb durch den Stadtstrom erfolgte, lief die Episkotisterscheibe, welche direct auf der Achse des Motors aufgesetzt war, so überraschend gleichmässig, dass für viele Zwecke diese Art der Zeitmarkirung völlig ausreichte. Besonders schön zeigte sich die Gleichmässigkeit des Ganges in den Versuchen, in denen zwei Aufnahmen auf einer Platte verzeichnet wurden. Dann trat, wie bspw. Fig. 45 Taf. VIII zeigt, eine Verschiebung der übereinandergeschriebenen verticalen Linien erst nach 50 oder mehr Theilen auf.

Zur Controle der Geschwindigkeit diente meist noch eine

Stimmgabel. Diese selbst wurde in vielen Fällen bei langsamer Bewegung der Platte noch mit dem Fünftelsecunden schreibenden Jaquet'schen Chronographen verglichen. Hierzu diente meist der eine Rand der bereits zur Aufnahme verwendeten Platte nach Abdeckung des Spaltes und Umkehrung der lichtempfindlichen Platte (Vergl. Taf. I Fig. 1 u. a.)

Die von mir verwendete Capillare reagirte sehr rasch. Schaltete man nach Einfügung der unpolarisirbaren Elektroden und eines etwa 10 mm langen mit physiologischer Kochsalzlösung getränkten Baumwollfadens an Stelle des Muskels, in den Stromkreis einen constanten Strom von etwa 0.010 Daniell*) ein, so war bereits nach $^{7}/_{100}$ Secunde der Meniscus nur noch um $^{1}/_{20}$ der Gesammtablenkung von der Endeinstellung entfernt. Die Schnelligkeit der Bewegung des Quecksilbers bietet den grossen Vorzug, dass bereits verhältnissmässig kleine Unterschiede der Potentialdifferenz sich selbst bei grosser Geschwindigkeit der Schreibfläche in einer verhältnissmässig steilen Aenderung im Curvenverlauf kenntlich machen, was gerade für die vorliegende Untersuchung von besonderer Bedeutung war. Man verliert zwar an Ausmaass der Bewegung, doch ist dieses leicht durch stärkere Vergrösserung, wie durch den Aprochromat von 8 mm Brennweite, zu ersetzen. Ein wirklicher Nachtheil dagegen bestand darin, dass die höchsten Werthe der Actionsströme des Muskels in Folge der raschen Reaction des Elektrometers so steile Curven erzeugen, dass bei der Ausmessung der Tangenten Ungenauigkeiten unvermeidlich sind. Auch liefern bei der Kürze der Capillarstrecke die höheren Werthe der elektromotorischen Kräfte (20 T. D. und mehr) Ausschläge des Quecksilbers, welche nicht mehr hinreichend streng der elektromotorischen Kraft proportional waren, sondern zu kleine Werthe lieferten. In Fig. 12 Taf. XIII ist dieses Verhalten an vier Aichungscurven wiedergegeben.

Mit Hülfe der Burch'schen[10]) Methode wurden die photographirten Aichungscurven Taf. II Fig. 12 u. 13 und noch zwei andere Aichungscurven an sehr verschiedenen Punkten ausgemessen und, nach Berechnung der beiden Constanten aus den Mittelwerthen sämmtlicher vier Curven, für jeden Bestimmungspunkt die elektro-

*) In Folgendem wird die elektromotorische Kraft von 1 Tausendstel Daniell der Kürze halber immer nur 1 T. D. geschrieben werden.

Digitized by Google

motorischen Kräfte aus den gemessenen Werthen berechnet. Die gefundenen Werthe wurden in Fig. 12 Taf. XIII in Form der vier ausgezogenen Curven dargestellt. Die wirklich vorhandenen elektromotorischen Kräfte sind durch die punktirten Linien wiedergegeben. Wie man sieht, sind die Abweichungen bei 10 T. D. nur gering. Dagegen erscheinen sie bei 19,6 T. D. namentlich bei einer in der Capillare*) aufsteigenden Stromesrichtung schon beträchtlich. Bei Untersuchung der einphasischen Schwankungen wurde immer die absteigende Bewegung des Quecksilbers benutzt, so dass hier dieser Fehler weniger in Betracht kam.

Da die Actionsströme am Muskel noch beträchtlich höhere Werthe als die elektromotorischen Kräfte erreichen, welche in den vorliegenden Aichungscurven berechnet wurden, so möchte ich gleich an dieser Stelle hervorheben, dass die analysirten Curven bei sehr kräftigen Actionsströmen wahrscheinlich die absoluten Werthe nicht erreichen. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung werden hierdurch nicht berührt. Es kam darauf an, die groben zeitlichen Veränderungen, nicht aber die absoluten Werthe derselben mit voller Sicherheit festzustellen.

Um zu übersehen, wie weit ungefähr die Fehler der Curvenausmessung gehen, sind auf Taf. XI Fig. 15^b u. $15^{b'}$ zwei von derselben Aufnahme (Taf. III Fig. 15) gewonnene Curven wiedergegeben. Versehentlich war zu verschiedenen Zeiten dieselbe Curve zweimal analysirt und aufgezeichnet worden, und erst dann wurde der Irrthum bemerkt. Wie man sieht, ist, abgesehen von kleinen Zacken, der Verlauf beider Curven im Wesentlichen derselbe. Wenn es sich um feinere Einzelheiten handelt, ist gewiss bei Ausdeutung der Curven Vorsicht geboten, und man mag immerhin die nach der BURCH'schen Methode analysirten Curven nur als ungefähre Annäherung an das wirkliche elektromotorische Verhalten ansehen.

Der Spannapparat des Muskels, ursprünglich hauptsächlich für die Querschnittsanlegung vorgesehen, ist in Fig. 3 Taf. IX in der Ansicht schräg von oben in etwas weniger als ein Drittel der natürlichen Grösse wiedergegeben (*S* in der Fig. 3). In der Fig. 4 Taf. IX ist der Spannapparat zur klareren Uebersicht in $^9/_{11}$ der

*) Die Capillare im Elektrometer war, wie bereits oben erwähnt, mit ihrer Spitze nach abwärts gerichtet.

Digitized by Google

natürlichen Grösse schräg von oben gesehen schematisch aufgezeichnet. Fig. 1 Taf. IX zeigt denselben Apparat (*S*) von der Seite gesehen in der Anordnung, wie er bei der Querschnittsanlegung gebraucht wird. Ihm gegenüber steht in dieser Figur der unten noch näher zu beschreibende Schleuderapparat. Bei dem Schleuderapparat sind die Elektroden und die Spannvorrichtung auf einer Hartgummiplatte angebracht, welche auf einer schweren Bleiplatte befestigt ist. Diese letztere dient dazu, eine Verschiebung bei der Querschnittsanlegung durch ihr Gewicht zu verhindern, andererseits aber eine leichte Einstellung des Muskels zu ermöglichen.

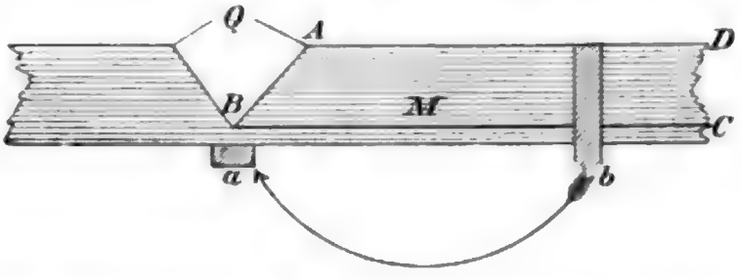
In der Nähe der beiden Schmalseiten der Hartgummiplatte sind zwei Wirbel (W_1 u. W_2 in Fig. 3) anfangs aus Elfenbein, später aus Metall in einem Hartgummifutter drehbar angebracht. Durch Fäden, welche an ihnen befestigt sind, kann mit Hülfe feiner, die Knochen fassender Metallhäkchen der Muskel zwischen beiden beliebig straff gespannt werden. An der zur Querschnittsanlegung bestimmten Stelle ist ein Theil der Fussplatte ausgeschnitten (*L* in Fig. 3 u. 5), und hier steht direct am Rand des Ausschnittes eine Hartgummirolle (*H*), auf welche noch ein schmaler abgerundeter Paraffinblock (*P*) aufgeschmolzen ist. Dieser letztere trägt an seiner Stirnseite eine horizontale ringförmige Nut, in die sich der Muskel (*M*) bei Ausspannung zwischen beiden Wirbeln fest hineinlegt. An dieser Stelle ist die Verwundung vorgesehen, und hier wird durch einen engen Schlitz der Hartgummirolle und des Paraffinblockes, also in der Richtung $E_3 \rightarrow L$ ein gekochter dicker Waschlederstreifen fest an den Muskel angeschoben, so dass der Streif mit seiner ganzen Querschnittsfläche der concaven Oberfläche des Muskels anliegt, welche dem Paraffinblock zugewendet ist. Hinter der Hartgummirolle steht er mit einer unpolarisirbaren Thonstiefelelektrode E_3 in Verbindung. Die zweite Ableitung zum Elektrometer E_2, liegt mehr nach dem Knieende zu und wird durch einen um den Muskel geschlungenen Baumwollfaden und Thonstiefelelektroden bewirkt.

Zu anderweitiger Verwendung trägt die Hartgummiplatte noch zwei Elektroden E_1 und E_4. Ausserdem kann auch noch die kleine Einrichtung *G* aufgeschraubt werden. Sie dient zur graphischen Verzeichnung der nahezu isometrischen Contraction mit Hülfe des Spiegelchens *s*. Die genaue Beschreibung findet sich auf S. 393.

Digitized by Google

Der zur raschen partiellen Durchschneidung des Muskels construirte Schleuderapparat (*T* Fig. I u. III Taf. IX) hat als wesentlichen Bestandtheil einen einarmigen um eine Axe (*A*) drehbaren Hebel (*H*), welchem durch Losschnellen eine grosse Winkelgeschwindigkeit ertheilt werden kann. Der Hebel trägt an seiner freien Spitze ein in eine Schneide auslaufendes Elfenbeinstück (*e*). Dieses trifft beim Niederschleudern wie in Figur 1, auf den horizontal ausgespannten Muskel und zwar an der Stelle, wo der letztere bandförmig ausgespannt, in der Rinne des Paraffinklotzes fest gelagert ist. Durch entsprechende Einstellung des Muskels wird es erreicht, dass die von oben kommende Elfenbeinschneide den grössten Theil der Fasern des Muskels von seiner oberen bis zu seiner unteren Kante herab zerreisst bzw. durchschneidet. Eine Durchschneidung sämmtlicher Fasern ist ausgeschlossen, da ja sonst eine Ableitung des Längsquerschnittsstromes unmöglich wird. Vielmehr bleibt ein zureichender Theil der Fasern der concaven Seite undurchtrennt, und diese an die Waschlederelektrode gedrückt, dienen zur Ableitung des Stromes.

In Folge der ganzen Versuchsanordnung konnte bei allen später geschilderten Querschnittsanlegungen der Muskelstrom nicht bei Längsquerschnittsableitung beobachtet werden. Derselbe musste vielmehr durch doppelte Längsschnittsableitung gewonnen werden, wie die beistehende schematische Figur darstellt.



Die dem Querschnitt *Q* zunächst gelegene Elektrode *a* grenzt an die spitze Kante *B* des Muskelcylinders *ABCD*. Nach DU BOIS REYMOND[14]) liegt der Punkt der grössten Negativität des schrägen Schnittes *AB* sehr nahe bei *B*. Durch den Neigungsstrom wird also im vorliegenden Fall die abgebildete doppelte Längsschnittsableitung *ab* zu einer sehr wirksamen. Ein Nachtheil dieser gewissermaassen unreinen Ableitung wird weiter unten bei der Besprechung der Ergebnisse anzuführen sein (S. 377).

Infolge der Durchschneidung musste nun auch eine Zunahme

Digitized by Google

des Widerstandes im Capillarelektrometerkreis stattfinden. Dieses musste besonders in den Versuchsreihen in Betracht gezogen werden, bei denen durch vorheriges Abtödten der zweiten Muskelstelle (*b*) bereits ein starker Muskelstrom vorhanden war, der im ableitenden Kreis in der Richtung $a \rightarrow b$ verlief. Nach der Querschnittsanlegung (*Q*) würde die Intensität dieses Stromes sogleich durch die Widerstandszunahme herabgemindert werden, ganz unabhängig von der durch die Querschnittsanlegung hervorgerufenen, sich allmählig entwickelnden gegensinnigen elektromotorischen Kraft. Dass dieser Umstand für das Capillarelektrometer von weit geringerer Bedeutung ist, wie für das die Stromstärke messende Galvanometer, wissen wir aus zahlreichen Untersuchungen über das Verhältniss des eingeschalteten Widerstandes zur endgültigen Ablenkung des Capillarelektrometers. Durch den vermehrten Widerstand wird der Verlauf der Capillarelektrometercurven ein gedehnterer, die Endablenkung bleibt aber die alte. Bei Beurtheilung der elektromotorischen Kraft aus der Steilheit der Curve ist also ein gewisser Fehler auch hier nicht ausgeschlossen. Da aber die unten näher beschriebenen analysirten Curven zeigen, dass für die erste Phase nach der Querschnittsanlegung durch die Abtödtung in *b* der berechnete Curvenverlauf nicht beeinflusst wird, so ist damit sichergestellt, dass die Einwirkung der Widerstandszunahme für den vorliegenden Zweck vernachlässigt werden kann.

Im einzelnen war nun der Schleuderapparat, wie Fig. 1 u. 3 Taf. IX zeigen, in folgender Weise construirt. Auf einem festen Grundbrett (*Z*) standen zwei feste Holzböcke (*H*), welche die Lager für die Stahlaxe (*A*) trugen. Auf der Axe war der aus hartem Holz hergestellte 40 ctm. lange Hebel (*H*) aufgeschraubt, und dieser trug an seinem freien Ende in einer schweren Messingfassung das oben beschriebene Elfenbeinstück (*e*). Dasselbe lief in eine vertical gerichtete Schneide von 1 mm Länge aus. Der um die horizontale Axe sich leicht aber unter guter Führung drehende Hebel konnte nun durch Bewegung nach oben und Niederdrücken der federnden dicken Stahllamellen (*L*) sehr stark gespannt werden. In dieser Lage wurde er, wie in Fig. 3 sichtbar ist, durch einen Sperrzahn (*R*) gehalten, welcher einen Theil des doppelarmigen Eisenhebels (*F*) bildete, und den mit Metall umkleideten Hebeltheil umgriff. Der Eisenhebel (*F*) war um eine verticale Axe drehbar, welche dem nach oben gehenden starken Brett

Digitized by Google

aufsass. Durch eine Spiralfeder (*J*) wurde das Eisenstück mit dem Sperrzahn gegen den Hebel gepresst, wenn dieser durch Niederdrücken der festen Stahllamellen stark gespannt nahezu vertical nach oben zeigte, wie in Fig. 3. Durch den Elektromagneten (*Y*) konnte das Eisenstück mit dem Sperrzahn vom Hebel abgezogen werden und jetzt schlug der Hebel, von den Stahllamellen losgeschnellt, mit grosser Kraft im Bogen nach abwärts. Um einen Rückschlag und ein zu starkes Aufschlagen zu verhüten, war in passender Weise ein Polster aus Sägespähnen unten vorgelegt.

Die mit dieser Einrichtung erzielte Geschwindigkeit der Elfenbeinspitze war eine sehr beträchtliche, sodass in allen Versuchen die Durchschneidungszeit weniger als 0.0008″ betrug.

Um den Zeitpunkt der Durchschneidung völlig einwandsfrei zu verzeichnen, wurde der Schleuderhebel auf dem Pendeltisch so vor dem Spalt aufgestellt, dass die Elfenbeinspitze bei ungefähr horizontaler Stellung, während ihres Niedergehens über den Spalt hinwegstreifte, der Spalt also etwa in der Lage der Linie (*P*) in Fig. 1 war. Die jeweilige Lage der Spitze war auf der hinter dem Spalt vorbeischwingenden Platte durch eine dunkele Linie bezeichnet. Es wurde nun der in oben beschriebener Weise aufgespannte Muskel auf einer festen Unterlage so eingestellt (vergl. Fig. 1), dass der Hebel in einer bestimmten Stellung von oben kommend auf den oberen Rand des Muskels auftraf. Diese Lage des Hebels entsprach dem Beginn der Durchschneidung. Auf der lichtempfindlichen Platte konnte nun diese kritische Hebelstellung durch einen vor dem Spalt einstellbaren undurchsichtigen Zeiger als dunkele Linie scharf markirt werden. Der Durchschneidungsbeginn auf der Platte ist also dadurch gekennzeichnet, dass die schräg nach abwärts gehende durch den Hebelschatten geschriebene Linie S_1 die Horizontallinie S_2 kreuzt und zwar kommt für diesen Moment der untere Rand des Hebelschattens in Betracht. (Vergl. Fig. 1 Taf. I u. die figden.)

Die Dauer der Durchschneidung konnte dadurch festgestellt werden, dass man die Lage des unteren Randes des Hebelschattens bestimmte, wenn der letzte Theil des Muskels durchschnitten war. Die Strecke vom Beginn bis zum Ende der Durchschneidung betrug, wie man bei Ausmessung der entsprechenden Hebelstellungen fand, 1 ctm. Dieser Werth entspricht auf den Curven höchstens einer Durchschneidungsdauer von 0.0008″.

Digitized by Google

Vor jedem Versuche musste der Muskel auf seinem mit Blei beschwerten Spannbrette so eingestellt werden, dass der mit der Hand über den Muskel gehaltene Hebel, sich gerade vor der Stelle befand, wo der Waschlederstreif mit seinem Querschnitt der hinteren Muskelfläche anlag. Der Muskel wurde der Spitze des Schleuderhebels so weit genähert, dass bei dem nachherigen Niedergehen der grösste Theil der Fasern zerschnitten werden musste. Zugleich wurde jetzt der Zeiger vor dem Spalt in entsprechender Weise nach dem Schatten des Hebels eingestellt. War dies geschehen, so wurde der Hebel nach oben gedreht und durch die Stahllamellen gespannt. Die Auslösung bewirkte der oben beschriebene Elektromagnet, welcher den Sperrzahn zurückzog. Der hierfür erforderliche Strom wurde durch einen einfachen Quecksilbercontact geschlossen. Die Schliessung wurde durch das mit der lichtempfindlichen Platte ausgerüstete Pendel selbst bewirkt, in dem Moment, wo der erste Theil der lichtempfindlichen Platte den Spalt passirte. Man sieht auf den von rechts nach links zu lesenden Photographien zunächst von der rechten Seite aus und zwar von rechts oben nach links unten den Schatten des herabschiessenden Hebels S_1; wo sein unterer Rand den horizontallaufenden Zeigerschatten S_2 kreuzt, beginnt die Durchschneidung. Oberhalb der Durchkreuzung beider Linien erkennt man aus dem Niedergehen des Quecksilberschattens *H* den durch die Durchschneidung herbeigeführten elektrischen Vorgang (Vergl. Taf. I Fig. 1 u. figde). —

Der elektromagnetische Contactapparat war construirt worden, um die Untersuchung der elektrischen Erscheinungen an der Reizstelle des elektrisch gereizten Muskels unter Benutzung des Capillarelektrometers zu ermöglichen. Obgleich in der vorliegenden Abhandlung von den Ergebnissen dieser Untersuchung nur ein geringer Theil der Curven zum Vergleich mit dem Erfolg der mechanischen Reizung mitgetheilt wird, so ist es doch zum Ueberblick über die Versuche angezeigt, ausser dem Contactapparat auch die Methode der Beobachtung der elektrischen Erscheinungen an der Reizstelle kurz zu schildern.

Bei der Untersuchung an der Reizstelle ergiebt sich die bereits von Hermann[15]) dargelegte Schwierigkeit, die in den ersten Tausendsteln einer Secunde auftretenden Polarisationsströme, sowie die Wirkung der Inductionsströme selbst bei der Beurtheilung des

Digitized by Google

elektrischen Vorganges auszuschliessen. Das von BERNSTEIN[15]) am repetirenden, von HERMANN[15]) am Fallrheotom befolgte Princip, die Ableitung zum Messinstrument erst einige Zeit nach der Reizung herzustellen und andererseits die Nebenwirkung der Inductionsströme durch Reizung mit zwei möglichst gleichartigen gegensinnigen Stromstössen herabzumindern, war auch bei der Construction des Contactapparates maassgebend.

Wie auf Taf. IX Fig. 2*) zu ersehen ist, befindet sich auf einem festen verstellbaren Stativ ein horizontaler Querarm Q. Dieser trägt in der Mitte einen sehr kräftigen Elektromagneten. Der Anker desselben ist mit einem doppelarmigen Hebel verbunden, dessen kürzerer Arm, beliebig verstellbar, durch eine Spiralfeder herabgezogen werden kann und der einer Stellschraube (S in der Figur) anliegt. Je nach Spannung der Feder und Einstellung der Schraube S ist der längere Arm mit dem Anker mehr oder weniger weit von den Polen des Elektromagneten entfernt. Dieser längere Hebelarm setzt sich über den Anker fort und trägt an seinem Ende einen Querbalken T. Die beiden Seiten desselben sind durch ein breites Hartgummistück von einander isolirt, an den Enden des Querbalkens gehen durch zwei kräftige messingne Backen zwei genau einstellbare Schrauben A_1, A_2, herab. Jede derselben kann durch eine kleine Klemme K_1, K_2 gut isolirt von der anderen mit einer Stromquelle in Verbindung gesetzt werden. Die Schrauben A_1, A_2 laufen in breite Platinspitzen aus. Wird der Strom des Elektromagneten geschlossen (4—8 Acculumatoren), so wird, selbst bei sehr weitem Abstand des Ankers der Hebel rasch und mit grosser Kraft niedergeschleudert. Hierbei treffen die beiden beschriebenen Stellschrauben kurz vor ihrer maximalen Geschwindigkeit auf Theile des eigentlichen Contactapparates auf. Derselbe (C in der Fig. 3) hat folgende Einrichtung: Am Ende des kräftigen Längsbalkens Q geht durch eine Führung senkrecht nach oben ein Metallstab, der durch eine Schraube R in beliebiger Höhe festgeklemmt werden kann. Dieser Stab trägt an seinem oberen Ende auf einer Metallplatte ein sehr dickes und breites Hartgummistück. Auf diesem sind beiderseits schmale Messingplatten aufgeschraubt, welche am Rande des Hartgummistückes knieförmig umbiegend in den Axenlagern I_1, I_2

*) Die Photographie stellt den Apparat in nahezu halber nat. Grösse dar.

Digitized by Google

enden. In diesen letzteren drehen sich die leichten metallischen Hebelchen H_1, H_2, und diese werden durch zwei flache Stahlfedern F_1, F_2 nach oben getrieben. Hierdurch werden sie gegen je eine Contactschraube B_1 und B_2 mit mässigem Druck angepresst. Diese Contactschrauben sind auf einem mittleren höheren Hartgummistück in je einem dicken messingnen Bügel befestigt. Alle vier durch das Hartgummistück gut von einander isolirten Theile, die beiden Hebelchen H_1 H_2, die beiden Contacte B_1 B_2 stehen an der Stirnseite des Hartgummistückes mit Klemmschrauben in Verbindung. Zur Sicherung der Contacte ist jedes Hebelchen, ausser durch das Gelenk, noch durch eine leichte nachgiebige Kupferlitze mit der zugehörigen Grundplatte verbunden.

Die Wirkungsweise des Apparates ist nun folgende:

Es seien die Hebelchen so eingestellt, dass die Contactschrauben des Ankerhebels A_1 A_2 beim Niedergehen auf die Hebelchen H_1 H_2 aufschlagen und dieselben niederdrücken. Ist nun bspw. die eine Contactschraube des Ankerhebels A_2 und die zugehörige Stellschraube B_2, welche gegen das Contacthebelchen drückt, mit je einem Pol eines Elementes verbunden, so wird der Strom im Moment des Aufschlagens durch Vermittlung des metallischen Contacthebelchens geschlossen werden. Fast im gleichen Augenblick wird aber die auf das Hebelchen aufschlagende Schraube A_2 dasselbe niederdrücken und hierdurch die leitende Verbindung zwischen Gegenschraube B_2 und Hebelchen H_2, die durch Federdruck aneinander gepresst waren, aufheben. Die Folge also ist eine fast momentan nach der Schliessung bewirkte Oeffnung des Stromkreises. Diese Anordnung dient zu Erzeugung zweier ausserordentlich rasch auf einander folgender Inductionsströme von entgegengesetzter Richtung, wie sie Bernstein[16]) bspw. am Rheotom durch Vorbeigleiten einer Spitze über den ausgespannten Draht erhielt.

Gleichzeitig können nun die Contacte auf der anderen Seite in anderer Weise verwendet werden: Es werde die Gegenschraube B_1 und das Hebelchen H_1 mit Hülfe der zugehörigen Klemmschrauben in einen Stromkreis aufgenommen. Es ist dann der Strom gut leitend so lange geschlossen, als das Hebelchen durch die Federkraft an die Gegenschraube gepresst wird. Zieht der Elektromagnet den Ankerhebel nieder, so trifft die Stellschraube A_1 auf das Hebelchen, drückt es nieder und öffnet so

den Contact zwischen H_1 und B_1. Diese Anordnung dient dazu, eine gut leitende Nebenschliessung zum Capillarelektrometer aufzuheben.

Verkürzt man nun bspw. das nach unten vorstehende Ende der Schraube A_1 durch Emporschrauben um eine gewisse Länge, so wird beim Niederschlagen des Ankerhebels zunächst der Schliessungs- und Oeffnungsinductionsschlag beim Auftreffen von A_2 auf H_2 ausgelöst. Eine kurze Zeit später trifft die verkürzte Ankerschraube A_1 auf den Hebel H_1 und hebt jetzt erst die durch B_1 H_1 bewirkte Nebenschliessung zum Capillarelektrometer auf. Je nach der Schraubenstellung kann die Zwischenzeit beliebig in gewissen Grenzen verändert werden.

Die Zeitpunkte, in denen die beiden Vorgänge stattfinden, lassen sich nun dadurch sehr genau markiren, dass beide Hebelchen in zwei kurze übereinander stehende Schreibspitzen auslaufend ihre Bewegung mit Hülfe ihres Schattenbildes auf der vorbeischwingenden lichtempfindlichen Platte verzeichnen.

Für alle meine Versuche kommt die Latenz dieser Einrichtung nicht in Betracht. Besondere Experimente mit gleichzeitiger optischer Verzeichnung des Hebelniederganges und des durch den niedergehenden Hebel ausgelösten Inductionsfunkens gaben bei der gewöhnlichen raschen Bewegung der photographischen Platte, keinen merklichen zeitlichen Unterschied (Fehler liegt sicher unter 0.0003″, wie gross er ist, bleibt unbestimmt). Nur ist zu bemerken, dass die Spitze des Hebels im Beginn des Niedergehens meist in Folge der Durchbiegung zuerst eine kleine Bewegung nach oben ausgeführt. Der Beginn dieser Bewegung wird im Folgenden als Beginn des Reizes angesehen.

Ausser zu dem genannten Zweck lässt sich der Contactapparat sehr vielseitig zur Abblendung eines Schliessungs- oder Oeffnungsinductionsstromes, zur scharf markirten Schliessung eines constanten Stromes, wie bspw. bei den Aichungscurven, zu kurzen genau messbaren Durchströmungen mit dem constanten Strom u. dergl. je nach Combination und Einstellung der Contacte verwenden. Bei Schliessung des constanten Stromes darf die Fallhöhe des Ankers nicht zu gross gemacht werden, da sonst durch Schleuderung die Hebelchen H sich trotz ihrer Gegenfedern F, nachdem der Contact durch A hergestellt ist, noch einmal für etwa 0.001″ von dieser Schraube ablösen, wie ich aus Aichungscurven ersehe

Digitized by Google

konnte, die ohne die beschriebene Vorsichtsmaassregel ausgeführt waren.

Ein dem geschilderten ähnlicher Contactapparat wurde von Siemens construirt und zuletzt meines Wissens von Gad[17]) beschrieben. Die Schwerkraft des fallenden Hammers diente hier zur Oeffnung oder Schliessung der Contacte, während ein Elektromagnet die Arretirung besorgte. Oeffnung des den Elektromagneten umkreisenden Stromes löste hier den Fall aus. Der Vorzug des oben geschilderten Apparates beruht auf der automatischen Function; nach jedem Versuch ist er ohne irgend einen Handgriff für ein weiteres Experiment vorbereitet. Besonders wesentlich für die unten zu schildernden Versuche war die genaue optische Markirung der Reizmomente.*)

Der von Burch[10]) und Burdon-Sanderson[13]) verwendete einfache Oeffnungscontact mit optischer Markirung konnte bei den mehrfachen Anforderungen in der vorliegenden Untersuchung ebenfalls nicht gebraucht werden.

Wenn der erste Theil der lichtempfindlichen Platte den Spalt passirte, wurde nun automatisch durch den Contactapparat die Reizung ausgelöst. Auf dem Pendeltisch war ein Quecksilbernapf angebracht und in diesen tauchte der mit dem Pendel fest verbundene Metallbügel bei einer bestimmten Lage der lichtempfindlichen Platte zum Spalt ein und vermittelte so die Schliessung des durch den Elektromagneten gehenden Stromes. Auf diese Weise lässt sich die Reizung und die darauf rasch folgende Oeffnung der Nebenschliessung zum Capillarelektrometer leicht auf den Anfangstheil der lichtempfindlichen Platte entwerfen.

I. Die elektrischen Erscheinungen bei der Anlegung eines Querschnittes.

Seit Hermann's[11]) Untersuchung über die Querschnittsanlegung, welche den Beweis erbrachte, dass der Muskelstrom Zeit zu seiner Entwicklung braucht, sind die elektrischen Vorgänge bei der Querschnittsanlegung nicht wieder einer Untersuchung unterzogen

*) Der geschilderte Apparat wurde von Herrn Präcisionsmechaniker Zimmermann in Leipzig genau nach meinen Angaben angefertigt.

worden. HERMANN leitete mit Hülfe des von ihm construirten Fallrheotoms einmal sehr kurze Zeit nach der Abstreifung des Sehnenspiegels des Gastrocnemius von Längs- und Querschnitt zum Galvanometer ab, das andere Mal im zugehörigen Parallelversuch bedeutend später. In jedem solchen Doppelversuch waren die beiden Ableitungszeiten genau die gleichen. Es konnte daher aus der Grösse der Ausschläge des Galvanometers festgestellt werden, ob sogleich nach der Anlegung des Querschnittes der Längsquerschnittsstrom in seiner vollen Stärke vorhanden war. Es wurde nun aus dem Unterschied der Ablenkungen zu verschiedenen Zeiten nach der Verletzung mit aller Sicherheit bewiesen, dass der Längsquerschnittsstrom zu seiner Entwicklung Zeit brauchte. Als Mittelwerth für die Entwicklungszeit bei Zimmertemperatur fand HERMANN 0.0025″, bei starker Abkühlung des Präparates liess sich diese bis auf 0.004″ verlängern.

Durch eine sehr rasche Durchquetschung des Sartorius und eine Verkürzung der Ableitungszeiten wurde mit demselben Apparat die allmählige, voraussichtlich im Moment der Verletzung beginnende, Entwicklung sichergestellt. Ob eine ganz geringe Latenzzeit vorhanden war, liess sich auch durch diesen Versuch nicht entscheiden. Schliesst man nämlich den Strom nur im ersten Tausendstel einer Secunde nach Beginn der Durchquetschung, so werden die Ausschläge für so kurze Ableitungszeiten am Galvanometer zu geringfügig. Da innerhalb der Zeit bis zu 0.0014″, dem niedrigsten noch bestimmbaren Werthe, bereits ein beträchtlicher Strom vorhanden war, so erschien das Dasein einer eigenen Latenzzeit höchst unwahrscheinlich, was ja auch aus den Versuchen BERNSTEIN's[16]) auf Grund anderer Betrachtungen hervorging.

Die Auffassung HERMANN's über das Wesen des sich allmählig entwickelnden Muskelstromes ist folgende: „Im Moment der mechanischen Verletzung des Muskels entwickeln sich in der Verletzungsgrenze gleichzeitig zwei Processe: die vorübergehende Negativität der Erregung und die bleibende des künstlichen Querschnittes; die gefundene Entwicklungscurve gehört offenbar (wenn man von der Differenz der Grössen absieht) dem etwa voraneilenden Processe an, und wir wissen nicht, welcher von beiden es ist. Jedenfalls steht jetzt fest, dass alle beide Zeit zu ihrer Entwicklung brauchen. Höchst wahrscheinlich sind beide Entwicklungen identisch, d. h. die Substanz am Querschnitt wird schnell

Digitized by Google

gegen den Rest negativ wirksam, ein Theil dieser Negativität*) pflanzt sich wellenartig durch die Länge der Faser fort, ein Theil bleibt am Querschnitt bestehen und kriecht mit dem Absterbeprocess langsam vorwärts."

Durch Verwendung des Capillarelektrometers mit photographischer Verzeichnung ist man jetzt in den Stand gesetzt, die früher äusserst mühseligen Einzelversuche am Fallrheotom mit, im Princip wenigstens verhältnissmässig einfachen Mitteln in der Weise zu wiederholen, dass im Einzelversuch sich sogleich der ganze Verlauf der Entwicklung des Längsquerschnittsstromes übersehen lässt. Es ist ohne Weiteres erklärlich, dass Vorgänge, die jedesmal auftreten, aber nie absolut genau gleichzeitig nach der Reizung einsetzen, bei der neueren Methode scharf hervortreten müssen, während sie bei den Rheotomversuchen nur durch wechselnde Abweichungen der Mittelwerthe sich bemerklich machten.

Unter Hinweis auf die eingangs ausführlich beschriebene Versuchsanordnung (S. 334), sei hier nur kurz der Gang eines Versuches dargestellt. Der Sartorius eines curaresierten kurz zuvor frisch gefangenen Teichfrosches wird am Unterschenkel und Beckenknochen mittelst Metallhaken auf dem Spannapparat in der oben schon beschriebenen Weise eingespannt. Das Elektrometer wird mit den beiden Elektroden E_2 und E_3 (Fig. 3 u. 4 Taf. IX) verbunden. In der einen Reihe von Versuchen wurde die E_2 entsprechende Muskelstelle thermisch abgetödtet, in der anderen intact gelassen. Im letzteren Fall war also vor der Durchschneidung eine doppelte Längsschnittsableitung angebracht und das Elektrometer ergab keine oder nur eine verschwindend geringe Ablenkung. Im ersteren Fall war vor dem Versuch E_2 negativ, es ging also von der zukünftigen Durchschneidungsstelle E_3 aus ein Strom durch das Capillarelektrometer nach E_2. Das durch die Durchschneidung bewirkte Negativwerden von E_3 gegen ruhende Muskelsubstanz ergab also in diesem Fall eine Abschwächung bzw. Aufhebung des die Quecksilbersäule bereits ablenkenden Stromes. Da der vorher bestehende Demarcationsstrom in allen Versuchen die

*) Und in einer Anmerkung hierzu: „Es ist deshalb nicht unwahrscheinlich, dass im ersten Moment der entwickelte Strom, gleichsam die Summe von Absterbe- und Erregungsstrom, stärker ist als später."

Digitized by Google

Quecksilbersäule nach oben abgelenkt hatte, so entsprach das Niedergehen des Quecksilbers der Abnahme dieses Stromes, also einem Negativwerden der neuen Verletzungsstelle gegenüber der unverletzten Muskelsubstanz.

In dem Versuch am unverletzten Muskel wurde das Capillarelektrometer ebenso eingeschaltet. Ein Niedergehen der Säule entspricht dann dem Negativwerden von E_3 gegenüber von E_2. Um den Durchschneidungsmoment zu fixiren, wurde Muskel- und Schleuderapparat so vor den Spalt gestellt, dass der Hebelschatten (*H* auf den Photographien Taf. I) im Beginn der Durchschneidung mit seinem unteren Rande die horizontale Zeigerlinie *Z* durchkreuzt. Entsprechend der Muskelbreite und Schneidenlänge war nach 1 Skalentheil = 0.0008″ die Durchschneidung mit Sicherheit beendigt.

War der Muskel genau eingestellt, so wurde der Schleuderapparat gespannt, das Zimmer verdunkelt, die lichtempfindliche Platte eingeschoben, das Pendel gespannt, der die Arretirung des Schleuderapparates auslösende Strom bis auf den Contact am Pendel selbst geschlossen, Stimmgabel und Episkotister in Gang gesetzt und jetzt durch Druck auf den Momentverschluss und die Pendelarretirung der Versuch ausgeführt. In Folge bequemer Anordnung konnten die geschilderten Handgriffe und somit der eigentliche Versuch in wenigen Secunden gemacht werden, was namentlich bei den später zu schildernden Experimenten mit vorheriger Abkühlung des Muskels von Wichtigkeit war.

Die nach obiger Methode vorgenommenen Durchschneidungen sind auf Taf. I u. II als directe Copien der Originalcurven wiedergegeben und von rechts nach links zu lesen. Die analysirten Curven Taf. X verlaufen von links nach rechts. Der Nullpunkt entspricht hier dem Beginn der Durchschneidung. Die in diesem Moment herrschende elektromotorische Kraft im Capillarelektrometerkreis wurde gleich o gesetzt. Eine Veränderung derselben in dem Sinne, dass die Durchschneidungsstelle sich negativ gegen eine unverletzte Muskelstelle verhalten würde, ist durch positive Ordinaten in der Curve wiedergegeben. 1 mm entspricht einer elektromotorischen Kraft von $^1/_{1000}$ Daniell im ableitenden Bogen. Die Theilung der Zeitabscisse ist nach den Skalentheilen der Photographie ausgeführt und zwar ist mit sehr geringen Abweichungen 1 Skalentheil = 0.0008″.

Digitized by Google

Beschreibung der bei der Querschnittsanlegung erhaltenen Curven.

In dem auf Taf. I Fig. 1 wiedergegebenen Versuch war einem curaresirten Sartorius vor der Durchschneidung in E_2 ein thermischer Querschnitt angelegt worden. Von diesem Punkt und von E_3, der Stelle, an welcher der concaven, der Hartgummirolle zugewendeten Rückseite des Muskels der Waschlederstreif anlag, wurde zum Capillarelektrometer abgeleitet. Die Strecke E_2 E_3 betrug 20 mm. Zu der Zeit, die sich auf der Photographie als Durchkreuzung der schmalen Schattenstreifen S_1 S_2 zu erkennen giebt, (unterer Rand von S_1 kreuzt oberen Rand von S_2) begann die Querschnittsanlegung. Die hierauf folgende Abnahme des zuvor im äusseren Kreis von E_3 nach E_2 gehenden Stromes kennzeichnet sich auf der Photographie als ein Herabgehen der Grenzlinie zwischen hellem und dunkelem Theil, dem Bilde des Quecksilbermeniscus.

Der Verlauf der Stromentwicklung ist am klarsten aus der analysirten Curve zu ersehen. Der Beginn der Durchschneidung fällt hier mit dem Nullpunkt zusammen. Ein Skalentheil (= 0.0008″) später ist die Durchschneidung mit Sicherheit vollendet. Zu dieser Zeit besitzt der Strom*) noch nicht $^2/_3$ seiner vollen Stärke. Nach 3 Skalentheilen (= 0.0024″) ist das Maximum von 31 Tausendstel Daniell (im folgenden kurz: 31 T. D.), nach 4 Skalentheilen (= 0.0032″) völlig erreicht. Nun bleibt der Strom aber nicht auf seiner Höhe bestehen, sondern nimmt mit voller Sicherheit wieder wesentlich ab. Diese Abnahme erstreckt sich bis zum 11. Skalentheil (= 0.0088″), um von hier an wiederum in 4 Skalentheilen zu einem zweiten, sogar etwas höheren Maximum anzusteigen.

In ganz ähnlicher Weise vollzieht sich nun ein zweiter Abfall, zufällig genau in der gleichen Zeit, nämlich bis zum Skalentheil 22 (= 0.0176″). Der zweiten folgt eine dritte, vierte Welle u. s. f. Alle folgenden Wellen zeigen aber eine Abnahme ihrer Amplituden und somit eine Annäherung an einen dauernden Mittel-

*) In diesem Fall müsste eigentlich jedesmal gesagt werden: Die Abnahme des bereits vorhandenen Stromes hat noch nicht $^2/_3$ ihres höchsten Werthes erreicht etc. Der Kürze halber habe ich obigen incorrecten Ausdruck beibehalten. Derselbe ist berechtigt, wenn man, wie auf der analysirten Curve, die vor der Durchschneidung vorhandene elektromotorische Kraft gleich Null setzt.

Digitized by Google

werth, welcher, anfangs niedriger gelegen, sich zugleich mit der Abnahme der Amplituden langsam hebt zu dem dauernd bestehenden Längsquerschnittsstrom.

Den in diesem Versuch erzeugten Querschnitt liess ich kurz darauf in etwa doppelter Vergrösserung zeichnen. Vergl. Taf. IX Fig. 5. Wie man sieht, ist der grösste Theil der Fasern über der Elektrode durchschnitten worden, nur eine dünne durchscheinende Faserschicht blieb über der Elektrode erhalten. Eine reine Querschnittsableitung liess sich durch das beschriebene Verfahren nicht erzielen. Die für die elektromotorische Kraft gefundenen Werthe dürften daher im Ganzen niedriger sein, als in dem Fall, wo ein längeres Muskelstück total zerquetscht wird, sodass die Elektrode nur abgestorbenen Fasertheilen anliegt. Um eine derartige Zerquetschung, und zwar in so kurzer Zeit, herbeizuführen, fehlte es mir an geigneten Mitteln. Der hier hervorgehobene Fehler kommt bei der Beurtheilung der Ergebnisse in Betracht und wird an geeigneter Stelle berücksichtigt werden.

Zur Auswerthung des Rhythmus der beschriebenen Wellen wurden die zeitlichen Abstände zwischen jeder neuen Zunahme des Längsquerschnittsstromes gemessen. Die Wellen hatten folgende Dauer: 8.8, 8.8, 8,0, 9.6, 12.8, 10.4 Tausendstel Secunden.

Im Versuch 2 Taf. II bestand, vielleicht in Folge etwas zu starker Spannung bereits eine geringe Negativität von E_3 gegen E_2. Die E_2 entsprechende Muskelstelle wurde in diesem Experiment nicht zuvor verletzt. Auch hier liefert die Querschnittsanlegung eine grosse Reihe von Wellen (vergl. die analysirte Curve 2b Taf. X), die sich aber nicht unwesentlich in ihrer Form von denen in Versuch 1 unterscheiden. Nachdem das erste Maximum nach 5 Skalentheilen (0.004″) erreicht ist, beginnt eine fast bis auf 0 herabgehende Senkung der Curve. Der zweite Anstieg beginnt dann nach 12 Skalentheilen (0.0096″), also fast zu derselben Zeit wie in Fig. 1. Der Unterschied im ersten absteigenden Schenkel der Curven 1 und 2 besteht hauptsächlich darin, dass in Curve 1 vom 6. oder 7. Skalentheil an die elektromotorische Kraft um nur noch sehr wenig abnimmt, während in der Curve 2 gerade beim 8. Skalentheil ein stärkeres Absteigen beginnt. Bezieht man dieses auf eine Veränderung in der unverletzten Muskelstelle E_2, so würde sich entsprechend der Zwischenstrecke

Digitized by Google

von 14,5 mm, eine Leitungsgeschwindigkeit von etwa 2,3 m ergeben.*)

Zu einer vollen Entwickelung des „doppelphasischen Actionsstroms", wie er bei anderen Versuchen gesehen wurde, konnte es voraussichtlich deshalb nicht kommen, weil der Muskel durch zu starke Spannung geschädigt war. Die Perioden betrugen in diesem Versuch 9.6, 10.4, 11.2, 9.6, 13.6, 14.4 Tausendstel Secunden.

Eine Durchschneidung an einem sehr frischen Muskel ist in Fig. 3 Taf. I (analysirte Curve 3b Taf. X) wiedergegeben. Die Elektroden hatten hier einen Abstand von 14 mm. Das erste Maximum des Längsquerschnittsstromes ist nach 0.0024" erreicht, es erfolgt eine rasche Abnahme des Stromes und Uebergang in einen entgegengesetzt gerichteten Strom, der nach 9 Skalentheilen sein Maximum erreicht. Die Curve geht weit unter die Nullinie, welche dem ursprünglichen elektrischen Zustand des Muskels entsprach. Zu dieser Zeit ist also der abgeleitete Längsschnitt E_2 weit stärker negativ wie die frische Querschnittsstelle E_3 selbst — oder richtiger gesagt, wie die dem Querschnitt angrenzende abgeleitete Muskelstelle. Dass diese letztere eine periodische Ab- und Zunahme ihrer Negativität erfuhr, war ja durch Versuch 1 bereits sehr wahrscheinlich gemacht.

Nimmt man für den vorliegenden Fall den Zeitpunkt, in welchem die Curve die Nulllinie in aufsteigender Richtung durchkreuzt, als Beginn einer neuen Zunahme der Negativität des Querschnitts an, so erhält man folgende Perioden: 9.6, 8.0, 7.6, 8.8, 9.2, 8.8, 10.4, 11.2 Tausendstel Secunden.

In Figur 4 wurde an einem Muskel, welcher längere Zeit gelegen hatte, und der bereits in seinem obersten Theil zu einem Versuch verwendet worden war, eine Querschnittsanlegung vorgenommen. An den beiden Ableitungsstellen war der Muskel noch nicht verletzt. Unter diesen abnormen Bedingungen wurde nur eine einzige doppelphasische Schwankungswelle mit sehr abgeschwächter zweiter Phase (starkes Decrement) erhalten.

*) Eine Vernachlässigung der Latenz der elektrischen Vorgänge bei der Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit erscheint nach Bernstein's Untersuchung, wie auch nach meinen Versuchen mit der directen Reizung an der Ableitungsstelle berechtigt, zumal, wenn es sich wie hier und auch in späteren Versuchen nur darum handelt, einen ungefähren Begriff von der jeweiligen Leitungsgeschwindigkeit zu erhalten.

Das Ergebniss der bisherigen Versuche, die nur als Beispiele einer grösseren Zahl ähnlicher Experimente hier angeführt wurden, ist kurz folgendes: Bei der Querschnittsanlegung entsteht am normalen curaresirten Muskel unter keinen Umständen ein einfacher, allmählig anwachsender, dann constant bleibender Längsquerschnittsstrom, der höchstens durch die bei der Verletzung ausgelöste Reizwelle einmal kurz unterbrochen wird. Einen derartigen Erfolg, wie er bei den früheren Versuchen HERMANN's als Regel angesehen werden musste, erhält man wie Fig. 4 zeigt, an einem länger gelegenen Muskel, dessen Erregbarkeit voraussichtlich schon gesunken war. In allen anderen Fällen giebt die Querschnittsanlegung zu einer ganzen Reihe elektrischer Stromschwankungen zwischen beiden Ableitungscontacten Anlass. Und zwar sind diese Schwankungen sehr verschieden beschaffen, je nachdem beide Stellen normal sind, Fig. 3, oder die vom Querschnitt entfernte schon abgetödtet war, Figur 1.

Sehr wichtig erscheint es, dass im letzteren Fall der rhythmische Vorgang zeitlich in ganz derselben Weise auftritt und dass sich hier aus dem Wegfall der elektrischen Erscheinungen an der zuvor thermisch abgetödteten Ableitungsstelle ohne Weiteres die Aenderung der Form der Schwankung ableiten lässt.

Da von einem Muskel wie bereits BERNSTEIN[16]) dargethan hatte, nur dann in dem abgeleiteten Kreis Ströme auftreten, wenn ein elektrischer Vorgang sich im Muskel unter einer der Ableitungsstellen abspielt, so ist bei dem Versuch mit thermischer Abtödtung des Muskels unter der einen Ableitungselektrode kaum eine andere Erklärung der rhythmischen elektrischen Schwankungen möglich, als dass unter der anderen Elektrode, also in nächster Nachbarschaft des frischen Querschnitts der Muskel rhythmische mit elektrischen Erscheinungen verbundene Zustandsänderungen erfährt. Gerade der Versuch mit thermischer Abtödtung des Muskels unter der einen Elektrode wurde wiederholt ausgeführt, gab aber immer das soeben beschriebene Resultat.

Gleich beim Beginn der Versuche wurde, um den naheliegenden Einwand zu widerlegen, dass nur die Erschütterungen des Schleuderapparates mechanische Wellen erzeugt hätten, Aufnahmen in ganz der gleichen Weise aber ohne Muskelverletzung ausgeführt. Ein derartiger Versuch ist in Fig. 11 Taf. II ab-

gebildet. Man sieht zwar ganz kleine zarte Kräuselungen der Curve, aber diese sind Grössen ganz anderer Ordnung und kommen hier nicht weiter in Betracht.*) Nebenbei sei bemerkt, dass jener geäusserte Verdacht insofern nicht ganz unbegründet war, als das Elektrometer die unangenehme Eigenschaft besass, auf lautem Anruf aus dem Nebenzimmer mit recht kräftigen Oscillationen zu reagiren. Spätere Versuche machen jede weitere Discussion über mechanische Ursachen der Wellen unnöthig.

Einfluss der Länge der Elektrometerstrecke und ihrer Lage zur Durchschneidungsstelle auf die elektrischen Erscheinungen.

Wenn die beschriebenen Wellen der Ausdruck für periodische von der Reizstelle ausgehende Erregungen darstellten, so war zunächst zu erwarten, dass die Form der Wellen sehr verschieden ausfallen musste, je nachdem die zweite Ableitungsstelle E_2 der Reizstelle näher oder von ihr entfernter lag. Es wurde daher zunächst die Länge der Ableitungsstrecke verändert, und hierbei die Elektrode E_3 an der Querschnittsstelle belassen.

Um die Darstellung im Folgenden möglichst knapp und einfach zu gestalten, wird vielfach der Ausdruck Reizwelle, Fortpflanzungsgeschwindigkeit, Actionsstrom auf jene rhythmischen elektrischen Vorgänge übertragen, ehe noch der Beweis ihrer vollständigen Gleichartigkeit mit allen bisher beobachteten elektrischen Erscheinungen am Muskel erbracht ist. Da dasselbe aber im Folgenden gelingt, halte ich im Interesse der kürzeren Darstellung diese Vorwegnahme für erlaubt.

In den Versuchen Fig. 10 u. 5 Taf. II u. I war die Elektrometerstrecke E_2 E_3 auf 5 mm verkürzt. In der That tritt, wie nach der vorhergehenden Ueberlegung zu erwarten war, das Maximum der zweiten Phase bereits nach 5 bzw. 6 Skalentheilen auf. Der Abstand des ersten positiven**) vom ersten negativen Maximum beträgt 3 bzw. 4 Skalentheile. Würde man hiernach, was allerdings keineswegs als genaue Bestimmung gelten darf (Vergl. bspw. die Erörterung von Matthias über die Curve des doppelphasischen

*) Aehnliche Versuche mit Muskelverletzung, aber an künstlich unerregbar gemachten Muskeln, siehe unten S. 364.

**) Als positiv wird hier der im äusseren Kreis von E_2 nach E_3 gehende Strom bezeichnet.

Actionsstromes) die Fortpflanzungsgeschwindigkeit berechnen, so würde sich dieselbe auf 2 bzw. 1.6 m stellen, Werthe wie sie sehr häufig an ausgeschnittenen Muskeln zur Beobachtung kommen.

In Fig. 7 war nun die Elektrometerstrecke auf 19 mm verlängert. Jetzt tritt die zweite Phase viel später auf und auch mit einem entsprechenden Decrement: Die Curve bleibt über der Nulllinie. Theils wird dieses durch das Decrement bedingt sein, theils aber auch durch folgenden Umstand. Bei der langen Zwischenstrecke von 19 mm setzt bereits zu der Zeit, wo die Erregung in E_2 auftritt, ein neues Negativwerden von E_3 ein, nach Maassgabe des oben beschriebenen Rhythmus. Dass zwei räumlich getrennte Vorgänge zusammenwirken, um beim unverletzten Muskel den vom Maximum absinkenden Curvenast zu erzeugen, tritt sehr deutlich dann hervor, wenn die beiden Elektroden am unversehrten Muskel weit von einander entfernt angelegt sind, wie im vorliegenden Versuch 7 oder im Versuch 2 Taf. I. Hier tritt mehr oder weniger scharf ausgesprochen ein doppelter steiler Abstieg auf und dazwischen liegt ein weniger steil verlaufender Curventheil. Man wird kaum fehl gehen, den ersten Theil auf die Abnahme der Negativität des neuen Querschnitts bzw. dessen nächster Umgebung, den zweiten steilen Abstieg auf das Negativwerden der entfernteren Ableitungsstelle zu beziehen. Aus diesen und ähnlichen Gründen wird, je nach Leitungsgeschwindigkeit, ursprünglichem Rhythmus, Decrement und Abstand der beiden Ableitungsstellen sich die Form des Wellenzuges in bestimmter Weise ändern müssen, Abweichungen, wie sie vielfach in den mitgetheilten Curven sichtbar sind; hierbei bleibt aber der Rhythmus selbst unbeeinflusst.

Um annähernd den weiteren Rhythmus in den Curven 5 u. 7 Taf. I zu kennzeichnen, wurde der ungefähre Beginn jedes neuen Aufstieges durch ein ↑, jedes neuen Abstieges durch ↓ bezeichnet. Im Versuch 10 Taf. II ergab sich folgender Rhythmus: 7.6, 8.0, 9.6, 10.0, 10.4, 12.0 Tausendstel Secunden. Es erscheint bemerkenswerth, dass, wie aus allen beschriebenen Versuchen hervorgeht, der Rhythmus bei einer Veränderung der Zwischenstrecke, bei einem Abtödten der entfernteren Elektrode, kurz bei allen Eingriffen, welche die Querschnittsstelle selbst nicht betreffen, in den aus den Versuchsbeispielen ersichtlichen Schwankungsgrenzen unverändert bleibt.

Gingen die Wellenzüge, wie nunmehr schon ziemlich sicher vorauszusehen war, von der nächsten Umgebung des frischen Querschnittes aus, so war zu fordern, dass sie, wenn beide Ableitungsstellen von dem Ort der Durchschneidung weiter entfernt waren, erst später auftraten, und dass die Zeit ihres Auftretens an diesen Punkten durch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit gegeben war. Andererseits konnte man erwarten, dass die Wellen sich im ausgeschnittenen Muskel mit einem starken Decrement fortpflanzten, so dass an sehr entfernten Stellen nur flache Wellen auftraten, während am Reizorte steile Schwankungen zu beobachten waren.

Derartige Versuche sind in Fig. 6 u. 8 Taf. I wiedergegeben. Der Querschnitt wurde am oberen Theil des Muskels in E_3 angelegt, die Ableitung zum Capillarelektrometer erfolgte von E_1 und E_2, zwei Punkten, welche näher am Knieende des Muskels lagen. In dem Versuch 6 betrug die Elektrometerstrecke E_1 E_2 10, die Zwischenstrecke bis zur Querschnittsstelle E_2 E_3 18 mm. Wie die Curve zeigt, setzt der Actionsstrom erst nach 0.0076″ ein. Die hieraus für die Strecke E_2 E_3 berechnete Leitungsgeschwindigkeit beträgt 2,4 m. Bei Auszählung des Rhythmus fanden sich Werthe ähnlich denen, welche bei Ableitung von der Reizstelle erhalten wurden: 11.2, 12,4, 13.6 13.6 Die geringe Verlängerung kann darauf bezogen werden, dass bei Beginn dieses Versuches die Zimmertemperatur nur 15,5° betrug, im Gegensatz zu der Durchschnittstemperatur von 18—19°.*) (s. u. S. 374) In dem folgenden Versuch 8, welcher an einem besonders grossen Sartorius angestellt wurde, war die Elektrometerstrecke E_1 E_2 9 mm, die Zwischenstrecke bc 33 mm. Der Actionsstrom tritt in diesem Fall erst 15 Skalentheile nach der Durchschneidung bei E_3 in der 33 mm entfernten Elektrodenstelle E_2 ein, entsprechend einer Leitungsgeschwindigkeit von 2.75 m. Der Rhythmus dieser Curve war folgender: 10.4, 8.0, 8.0, 8.8 Tausendstel Secunden.

Durch die Versuche haben sich die oben ausgesprochenen Vermuthungen vollständig bestätigt. Es besteht hiernach wohl kein Zweifel, dass die rhythmischen elektrischen Vorgänge von der Querschnittsstelle ihren Ursprung nehmen und sich mit einer Geschwindigkeit im Muskel fortpflanzen, welche der im ausgeschnittenen Muskel

*) Vergl. das spätere Capitel S. 367.

vielfach bestimmten Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung gleichkommt. Erst in letzter Zeit wurde dieselbe von ENGELMANN[19]) bei elektrischer Reizung verschiedener Stärke mit Hülfe der Verzeichnung des mechanischen Reizerfolges nochmals einer genauen Messung unterzogen. Bei diesen Bestimmungen stellte sich heraus, dass mit dem Zustand des Muskels die Fortpflanzungsgeschwindigkeit sehr erheblichen Schwankungen unterliegt. Aehnliche Unterschiede fanden sich auch bei manchen oben beschriebenen Versuchen. Dass die beim ganz frischen Muskel beobachteten, wesentlich höheren Werthe hier nicht zur Beobachtung kamen, dürfte durch die längere Dauer des Versuches und durch die stärkere Spannung, der der Muskel ausgesetzt war, bedingt sein.

Die Erwartung, dass sich im ausgeschnittenen Muskel auch bei mechanischer Reizung die Reizwelle mit einem starken Decrement fortpflanzt, bestätigte sich in den angeführten Versuchen. Ob dieses immer zutrifft, mag dahingestellt bleiben, dafür ist die Zahl meiner Versuche viel zu gering.

Die Veränderung der bei der Durchschneidung auftretenden elektrischen Vorgänge nach **Abkühlung** des Muskels.

Schon HERMANN hatte beobachtet, dass bei starker Abkühlung der erste Gipfel sich von 0.0025″ auf 0.004″ hinausschob. Der durch die Durchschneidung herbeigeführte elektrische Vorgang entwickelte sich also in der Kälte viel allmähliger.

Dieselbe Erscheinung tritt auch an den Actionsströmen bei elektrischer Reizung des Muskels hervor.

BURDON-SANDERSON[13]) hat bis auf $+6^0$ herab die Abhängigkeit von der Temperatur untersucht und spricht sich, im Gegensatz zu einer früheren Angabe, die er hierdurch selbst verbessert, in einer letzten kurzen Mittheilung[20]) dahin aus, dass durch die Kälte nur die Dauer, nicht aber die elektromotorische Kraft der Actionsströme gewinnt. Diese Angabe stimmt auch für das von dem englischen Forscher bisher noch nicht untersuchte viel tiefere Temperaturgebiet bis weit unter 0^0. Bei elektrischer Reizung des Muskels und Ableitung von der Reizstelle fand sich, wie ich a. a. O. ausführlich mittheilen werde, bis zur Gefrierung des Muskels herab eine ausserordentliche Verlangsamung der elektrischen Vorgänge. Bis auf 0^0, einer Temperatur bei der GAD und HEYMANNS[21])

Digitized by Google

ein relatives Maximum der mechanischen Leistungen des Muskels feststellen konnten, ist die elektromotorische Kraft der Actionsströme noch nicht wesentlich gesunken, das Entstehen und Vergehen an einer Muskelstelle aber ganz ausserordentlich in die Länge gezogen. Unter 0° nimmt unter weitgehender stetiger Verlangsamung des Vorganges die elektromotorische Kraft der Actionsströme rasch ab, und in den letzten Stadien gelingt es, Curven zu erhalten, bei denen der Actionsstrom an der Reizstelle, soweit er sich durch ein empfindliches Elektrometer nachweisen lässt, erst mehrere Tausendstel Secunden nach der Reizung beginnt, also sogar eine scheinbare Latenz besitzt. Dieses Verhalten wird durch die S. 375 beschriebenen Beispiele (Fig. 46, 47, 48 Taf. VIII) veranschaulicht.

Es war nun wichtig, auch bei mechanischer Reizung bzw. Querschnittsanlegung die allmählige Entwicklung der elektrischen Vorgänge zu verfolgen. Insbesondere aber musste die Frage beantwortet werden, ob die beschriebene rhythmische Thätigkeit des verletzten Muskels in der Kälte erhalten blieb, und ob sie eine viel langsamere Form annahm, wie man nach den übrigen trägen Reactionen des gekühlten Muskelprotoplasmas erwarten konnte.

Leider stand mir bis jetzt keine Kühlvorrichtung zu Gebote, in der ich die ganze Versuchseinrichtung, Schleuderapparat u. s. w. gleichzeitig einer Kälte bis auf 0° und darunter hätte aussetzen können. Für einen die Temperatur genau messenden Versuch wäre dieses nöthig gewesen, da vor jedem Versuch der Muskel eine genaue Einstellung zum Schleuderhebel erforderte. Ich habe mich daher in diesen Versuchen darauf beschränkt, in ähnlicher Weise wie Hermann, den Muskel kurz vor dem Versuch zu kühlen. Ich setzte ihn gewöhnlich einer Temperatur von — 1° bis — 2° aus, die seine Lebensfähigkeit noch nicht beeinträchtigte und führte dann in möglichst kurzer Zeit nach Herausnahme des Muskels aus der Kühlkammer die Einstellung und die Durchschneidung aus.

Im Versuch 23 Taf. IV wurde ein unverletzter Muskel auf — 1° abgekühlt und eine Minute, nachdem er der Kühlkammer entnommen war, der Versuch vorgenommen. Die Strecke zwischen den beiden Ableitungselektroden betrug 21 mm. Wie aus der analysirten Curve 23b Tafel X zu ersehen ist, beläuft sich die Entwicklungszeit auf 4 Skalentheile = 3.2 Tausendstel Secunden.

Wie bei hoher Temperatur, pflanzt sich auch hier, allerdings mit einer geringeren Geschwindigkeit, der zunächst an der Querschnittsstelle sich entwickelnde Vorgang über die Muskelfaser fort. Nach geraumer Zeit verhält sich die von der Querschnittsstelle entfernte Elektrode E_2 stärker negativ: die analysirte Curve geht unter die Nulllinie herab. Diese zweite Phase tritt hier viel weniger ausgeprägt hervor, wie am Muskel, der sich dauernd in Zimmertemperatur befunden hatte (Vergl. Fig. 3 Taf. I). Die Erklärung hierfür giebt der Vergleich mit den ein- und doppelphasischen Actionsströmen bei hoher und niederer Temperatur, wie sie bei einmaliger elektrischer Reizung des Muskels erhalten wurden (vergl. Fig. 42—48 Taf. VIII). Auch bei den doppelphasischen Actionsströmen der letzteren Art zeigt sich mit Absinken der Temperatur eine Abnahme der zweiten Phase. Diese Erscheinung ist aber nicht die Folge eines bei der Abkühlung verstärkten Decrements, sondern erklärt sich einfach dadurch, dass im kalten Muskel der elektrische Zustand an ein und derselben Stelle unverhältnissmässig lange bestehen bleibt: Die Abnahme der Fortpflanzungsgeschwindigkeit ist nicht so gross, wie das Wachsthum der Schwankungsdauer. Die Folge hiervon ist eine stärkere Subtraction der gleichzeitig an beiden Elektrodenstellen vorhandenen gegensinnigen elektromotorischen Kräfte.

Von der verletzten Stelle gehen auch bei dem Kaltmuskel eine ganze Reihe von Wellen aus. Dieselben sind aber von viel längerer Dauer und folgen sich in grösseren Zwischenräumen. (Vergl. z. B. Fig. 23 mit Fig. 3 — gleiche Plattengeschwindigkeit aber sehr verschiedene Temperatur.) Im vorliegenden Versuch hatten die Wellen folgende Dauer: 19.2, 20.4, 20.4 Tausendstel Secunden. Bei diesem Grad der Abkühlung waren die Perioden also etwa noch einmal so lang, wie bei hoher Temperatur.

In einem anderen Versuch Fig. 22 Taf. IV wurde nach vorheriger Abkühlung des Muskels von einem therm. Querschnitt und der zukünftigen Querschnittsstelle zum Elektrometer abgeleitet. Auch hier ist der erste Anstieg wesentlich verlangsamt, das erste Maximum wird erst nach 4 Skalentheilen erreicht. Vergleicht man hiermit den Versuch 1, welcher unter denselben Bedingungen nur bei höherer Temperatur angestellt worden war, so tritt, abgesehen von der längeren Dauer der Wellen am abgekühlten Präparat auch der viel langsamere Abstieg der Curve vom Maximum

deutlich hervor. In diesem Versuch war die Dauer der Wellen 16, 15.2, 16, 20.8 Tausendstel Secunden.

Als weiteres Beispiel für eine Durchschneidung nach thermischer Verletzung und stärkerer Abkühlung dient Versuch 24 Taf. IV. Hier wurde der Muskel nur zum geringeren Theil durchschnitten, mehr geritzt. Ob in Folge hiervon, mag dahin gestellt bleiben, bildet sich ein Wellenzug aus, der eine Art von Doppelgipfeln aufweist. Im übrigen ist auch hier der Hauptrhythmus stark durch die Kälte verlangsamt.

Auf die engen Beziehungen zwischen der Leitungsgeschwindigkeit und der Fähigkeit der Muskelsubstanz, jene rhythmischen Erscheinungen in bestimmten Zwischenräumen zu erzeugen, weist die gleichartige, wenn auch nicht gleich grosse, Veränderung beider Vorgänge durch die Abkühlung. In Versuch 25 Taf. IV wurde von zwei 10 mm von einander entfernten unverletzten Stellen E_1 und E_2 zum Elektrometer abgeleitet. 33 mm von E_2 entfernt, in E_3 wurde nach entsprechender Abkühlung der Querschnitt angelegt. Erst 24 Scalentheile nach der Verletzung setzt der elektrische Vorgang in E_2 ein. Bei der Zwischenstrecke von 33 mm entspricht diese Zeit einer Fortpflanzungsgeschwindigkeit von etwa 1.7 m. In dem Parallelversuch Figur 8 Taf. I, bei Zimmertemperatur, wo die Zwischenstrecke ebenfalls 33 mm betrug, ergiebt sich eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 2.75 m. Als Dauer der einzelnen Wellen im Versuch 25 ergaben sich die Werthe 16.0 und 20.8, im Mittel 18.4 Tausendstel Secunden. Der mittlere Rhythmus des zum Vergleich angeführten Warmmuskels betrug 8.7 Tausendstel Secunde.

Bei der Querschnittsanlegung am abgekühlten Muskel zeigte es sich, wie übereinstimmend die oben kurz beschriebenen Veränderungen der Actionsströme und die Veränderungen der rhythmischen Wellen bei der Abkühlung sind. Es ergab sich, dass auch unter diesen Temperaturbedingungen bei Ableitung entfernter Muskelstellen (vergl. letzten Versuch 25) die rhythmischen Wellen entsprechend später einsetzten, aber in derselben zeitlichen Folge hintereinander abliefen, wie am Querschnitt selbst, wo die erste Schwankung mit der Verletzung begann.

In Folge der Versuchsanordnung konnte die Abkühlung keine sehr tiefgehende sein. Es ist daher auch nicht zu verwundern, dass die Entwicklungszeit sich nur über 3.2 Tausendstel Secunden

erstreckt, während HERMANN 4.0 Tausendstel Secunden Entwicklungszeit an seinen durch Eis gekühlten Muskeln beobachtete. Jedenfalls wurde aber eine Verlängerung der Entwicklungszeit auch in den soeben beschriebenen Versuchen beobachtet.

Die bisherigen Versuche mit Anlegung eines Querschnittes hatten gezeigt, dass nach der Verletzung des Muskels eine ganze Reihe elektrischer Veränderungen in gleichmässiger Folge von der Schnittstelle ausgingen und sich durch den Muskel fortpflanzten. Da diese Veränderungen den jede Erregung begleitenden Actionsströmen unter den verschiedensten Versuchsbedingungen völlig glichen, so war ihre Identität mit denselben höchst wahrscheinlich. Bei der principiellen Bedeutung dieser Frage erschien es aber wünschenswerth, auch noch den Nachweis zu erbringen, dass unter denselben Umständen, bei denen ein sichtbarer Reizerfolg des Muskels ausbleibt, der Muskel aber noch nicht abgetödtet ist, auch die beschriebenen rhythmischen Schwankungswellen verschwinden. Ein derartiger Zustand des Muskels lässt sich durch die Aethernarkose und Wasserstarre herbeiführen. Beide Veränderungen des Muskels sind aber, wie insbesondere BIEDERMANN[22]) gezeigt hat, keineswegs gleichartige. Beiden gemeinsam ist das Verschwinden des mechanischen Reizerfolges*), das Erhaltenbleiben der elektromotorischen Wirksamkeit bei Anlegung eines Querschnittes, insbesondere aber auch das Fortbestehen der secundär-elektromotorischen Erscheinungen, als Ausdruck der noch vorhandenen örtlichen Reactionsfähigkeit des Muskels. Und doch besteht zwischen beiden Zuständen ein wesentlicher Unterschied. In der Aethernarkose wird die Leitungsfähigkeit des Muskels rasch aufgehoben; in der ersten Zeit der Narkose beschränkt sich die Erregung auf die Nachbarschaft der Reizstelle. Bei der Wasserstarre bleibt, nach BIEDERMANN[24]) wenigstens, trotz des Ausbleibens eines mechanischen Reizerfolges die Leitungsfähigkeit erhalten (vergl. die untenstehende Anm.). In Uebereinstimmung mit dieser Angabe BIEDERMANN's stehen die Beobachtungen ENGELMANN's[25]) an theilweise wasserstarr gemachten Herzen wie auch am Musculus sartorius. „Der Muskel wird zum Nerv", ist die von ENGELMANN gegebene Charakteristik der Wasserstarre. Im Gegensatz hierzu findet HERMANN[23]) bei Durchströmung

*) In der 22. Mittheilung sagt BIEDERMANN von der Wasserstarre „bei der die Contractilität nur mehr oder weniger beeinträchtigt ist". Es sei dieses hier betont im Hinblick auf die gegensätzliche Angabe HERMANN's.[23])

Digitized by Google

des theilweise wasserstarren Sartorius ein polares Versagen des wasserstarren Muskelendes. Da Biedermann vielfach bezüglich der Wasserstarre von einer erheblichen Verminderung der Contractilität spricht, so ist der angedeutete Gegensatz vielleicht doch nur durch mehr oder weniger grosse Vollständigkeit der Wasserstarre bedingt.

Auf ein weiteres Eingehen der Aethernarkose und Wasserstarre kann ich hier verzichten. Bei den von mir angestellten Versuchen kam es zunächst darauf an, zu zeigen, dass bei einer sehr vollständigen Wasserstarre wie auch Aethernarkose die Entwicklung des Längsquerschnittsstromes eine andere ist wie die Entwicklung des Stromes am normalen Muskel.

Die Anlegung eines Querschnittes mit dem Schleuderapparat bot bei dem wasserstarren Muskel einige Schwierigkeit. Um gute Querschnitte zu erhalten, muss der Muskel immer hinreichend stark gespannt sein. Es zeigte sich nun, dass bereits bei verhältnissmässig schwachen Spannungen die um den Paraffincylinder laufende Muskelstrecke, an welcher der Querschnitt angelegt werden sollte, sich gegen den übrigen Muskel bereits vor der Durchschneidung ziemlich stark negativ verhielt, sobald der Muskel durch die Spannwirbel einigermaassen straff angezogen wurde. Wahrscheinlich in Folge davon erreichte der jetzt bei der Durchschneidung auftretende Längsquerschnittsstrom keine hohen Werthe.

Als Beispiel einer derartigen gut gelungenen Durchschneidung am wasserstarren Muskel ist der Versuch 18 Taf. III angeführt. Zwar war auch hier schon zwischen den Elektroden ein Strom vorhanden, der das Quecksilber im Sinne des Längsquerschnittsstromes um 2,5 ctm. nach abwärts trieb. Immerhin trat bei der Anlegung des Querschnittes noch eine elektromotorische Kraft von $^1/_{100}$ Daniell hinzu. Trotz des nur 12′ währenden Aufenthaltes des Muskels in destillirtem Wasser, war jede Andeutung der am normalen Muskel beobachteten Wellen geschwunden. Auch hatte der Strom bereits am Ende der Durchschneidung seine volle Höhe erreicht. Dieses Verhalten des Stromes tritt sehr deutlich dadurch hervor, dass die photographirte Curve in ihrem Verlauf fast völlig mit der Aichungscurve Fig. 13 Taf. II übereinstimmt, bei welcher von einem bestimmten Augenblick an, die constante elektromorische Kraft von $^1/_{100}$ Daniell auf das Elektrometer einwirkte. Ein anderes Experiment führte zu dem gleichen Ergebniss. Viele Experimente

scheiterten an der oben besprochenen Schwierigkeit den Muskel hinreichend zu spannen, ohne ihn dabei zu beschädigen.

Der Umstand, dass bei den wenigen Versuchen mit dem wasserstarren Muskel die elektrischen Wellen sowohl, wie der längere Anstieg des Stromes völlig fehlten, spricht zunächt nicht gegen die Beobachtungen BIEDERMANN's, dass bei Wasserstarre eine locale Erregbarkeit, ja sogar die Leitungsfähigkeit der Erregung erhalten bleibt. Es könnte sehr gut denkbar sein, dass der Druck auf den wasserstarren Muskel im Spannapparat gerade an der späteren Querschnittsstelle die durch die Quellung empfindliche Muskelsubstanz geschädigt und sie unerregbar gemacht hat. Ich hoffe diese Frage auf einem anderen Wege später untersuchen zu können, wo vor dem Versuch selbst jede mechanische Schädigung ausgeschlossen ist. Bemerkenswerth erscheint immerhin bei diesen 2 Versuchen, dass ein gewisser Bruchtheil der gesammten elektromotorischen Kraft beim wasserstarren Muskel am Ende der Durchschneidung bereits in voller Stärke entwickelt ist.

Weit günstiger gestalten sich die Verhältnisse bei der Aethernarkose. Es gelingt leicht den Muskel bereits aufgespannt in der nach BIEDERMANN's Vorschrift geräumigen feuchten Kammer zu narkotisiren, ohne dass an der späteren Querschnittsstelle gegenüber dem übrigen Muskeltheil eine stärkere elektrische Veränderung auftritt. Die letzten Beobachtungen über die Aethernarkose am Muskel wurden von LOCKE und SZYMANOWSKY[26]) angestellt. Bei ihnen finden sich auch Angaben über das elektromotorische Verhalten des narkotisirten Muskels vor. Von Zeit zu Zeit habe ich während der Narkose mit maximalen Oeffnungsschlägen das allmählige Verschwinden des sichtbaren Reizerfolges festgestellt. Es konnte so in einem bestimmten Stadium der Narkose der Muskel der Durchschneidung ausgesetzt werden. Zur Durchschneidung selbst wurde der Muskel aus der Aetherkammer entfernt. Bei der Kürze der Zeit zwischen Ende der Narkose und Experiment war eine merkliche Erholung des Muskels von der Narkose ausgeschlossen.

In Fig. 14 Taf. III ist die Entstehung des Längsquerschnittsstromes nach sehr langer Narkose des Muskels wiedergegeben. Die Elektrometercurve zeigt einen glatten Abstieg des Quecksilbers ohne alle Wellen oder secundären Erhebungen. Aus der analysirten Curve 14b Taf. XI ergiebt sich mit Sicherheit, dass erst nach

Digitized by Google

einigen Tausendstel Secunden die elektromotorische Kraft voll entwickelt ist. Das einmal erreichte Maximum der elektromotorischen Kraft bleibt nun in voller Höhe bestehen. Die auf der Curve verzeichnete Senkung um zwei Tausendstel Daniell fällt bereits in das Gebiet der Messungsfehler. Der geschilderte Verlauf des Längsquerschnittsstroms findet sich am ätherisirten Muskel unter der Bedingung, dass die Narkose tief ist, und dass auf einen elektrischen Reiz jede mechanische Reaction ausbleibt. Aehnliche Curven mit allmählicher Entwickelung des Stromes, der sodann in voller Stärke bestehen bleibt, wurde in zwei anderen hier nicht abgebildeten Versuchen erhalten. In dem einen Versuch hatte die Narkose 25 Minuten gedauert, und der Muskel war gegen maximale Inductionsströme völlig unerregbar, im anderen Versuch konnte kurz vor der Durchschneidung bei starkem elektrischen Reiz noch eine ganz schwache Andeutung einer Contraction festgestellt werden.

War dagegen die Narkose so schwach bzw. kurz, dass bei starkem Reiz noch ein deutlicher mechanischer Erfolg sichtbar war, so verlief die Elektrometercurve, wie ich in 2 Fällen bei 12′ und 5′ Narkosendauer fand, in anderer Weise. Der letzte Versuch mit einer Narkosendauer von 5′ ist in Fig. 15 Taf. III, und die daraus berechneten Curven 15b u. 15b′*) auf Taf. XI dargestellt. Es zeigt sich, dass mit der Durchschneidung ein kräftiger Längsquerschnittsstrom einsetzt, der nach 2,4 Tausendstel Secunden sein Maximum erreicht. Er nimmt nun im Gegensatz zu dem Verlauf der Curve bei tiefer Narkose bis zum 13. Skalentheil langsam bis fast auf Null ab, um dann wieder, aber nicht bis auf die ursprüngliche Höhe langsam anzusteigen, auf welcher er sich dann dauernd erhält. Bei einem Vergleich mit den früher beschriebenen Curven von Muskeln, die vor der Durchschneidung noch garnicht geschädigt waren, wird wahrscheinlich, dass bei der schwachen Narkose nur eine einzige der normalerweise so zahlreichen Reizwellen in der Nachbarschaft des Querschnitts entstand und sich mit starkem Decrement bis zur entfernteren Elektrode fortpflanzte.

*) Versehentlich war Fig. 15 zweimal ausgemessen, berechnet und aufgezeichnet worden, ich gebe beide Curven hier wieder; sie zeigen, wie weit die durch die Messung bedingten Fehler den Curvenverlauf verunstalten.

Der Vollständigkeit halber sei hier angeführt, dass ein ähnlicher Zustand des Muskels, wie bei der Aethernarkose, infolge zu starker Abkühlung des unverletzten Muskels beobachtet wurde. Nur fiel hier der als Fortpflanzung der Erregung gedeutete Vorgang von der Querschnittsstelle zu der 22 mm entfernten Elektrode weg (Versuch 9 Taf. II, analysirte Curve 9b Taf. XI). Auch hier erreicht der Längsquerschnittsstrom verhältnissmässig rasch nach 0.004″ sein Maximum, nimmt dann allmählich ab und hält sich vom 15. Skalentheil an auf einer constanten Höhe. Unter diese Höhe war der Muskelstrom vor dem 15. Skalentheil nicht herabgegangen.

Die betreffs der Aethernarkose und Wasserstarre angeführten wenigen Versuchsresultate reichen bei Weitem nicht aus, um die principiell wichtige Frage nach der localen Erregbarkeit des Muskels unter jenen Umständen zu erörtern. Hierfür wird sich eine besondere umfassende Untersuchung nöthig machen. Wichtig und sichergestellt erscheint mir nur die Thatsache, dass auch bei tiefer Aethernarkose der Längsquerschnittsstrom Zeit zu seiner Entwickelung braucht. Für die Wasserstarre muss ich diese Frage offen lassen. Bei der Empfindlichkeit des wasserstarren Muskels gegen Druck lag die Möglichkeit zu nahe, dass bereits vor der Durchschneidung die betreffende Stelle des Muskels geschädigt war und deshalb nur noch jener, scheinbar sogleich in voller Stärke auftretende „Reststrom" erhalten wurde. Ein zweites für die Bedeutung der rhythmischen Erscheinungen sichergestelltes Ergebniss sehe ich in dem völligen Verschwinden der elektrischen periodischen Vorgänge bei tiefer Aethernarkose. Eine Thatsache, die wieder auf den engen Zusammenhang mit den Erregungsvorgängen hinwies. Auch andere Einwirkungen, welche die Erregbarkeit des Muskels beeinträchtigen (längeres Liegen des Muskels, zu starke Abkühlung) hatten ja zum Wegfall der rhythmischen Vorgänge geführt.

Noch in ganz anderer Richtung waren mir die bei der Wasserstarre und Narkose erhaltenen Curven von Werth. Sie zeigten, ähnlich wie die oben mitgetheilte Controlcurve (ohne Verletzung des Muskels Fig. 11 Taf. II), dass die rhythmischen Wellen unter keinen Bedingungen Kunstproducte sein können, hervorgerufen durch Erschütterung oder andere uncontrolirbare Einwirkungen des ganzen Apparates sowie des abgeleiteten Muskels.

Digitized by Google

II. Die elektrischen Erscheinungen bei directer Reizung des Muskels mit einem Inductionsschlag unter besonderer Berücksichtigung der Reizstelle.

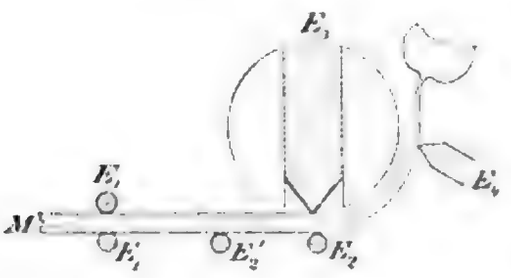
Ein letzter Beweis für die Gleichartigkeit der beschriebenen einzelnen rhythmischen elektrischen Vorgänge und der Actionsströme, wie sie bei momentaner Reizung am Muskel auftreten, ist durch die im Folgenden mitgetheilten Versuche erbracht, welche die zu einem Vergleich geeigneten Curven der ein- und doppelphasischen Actionsströme lieferten. Bisher beobachtete man, abgesehen von den am Fallrheotom vorgenommenen Untersuchungen Hermann's[15]), die Actionsströme des Muskels aus leicht erklärlichen Gründen immer an Muskelstellen, welche von der Reizstelle mehr oder weniger weit entfernt lagen.*) Für die von der Reizstelle ausgehenden und hier am kräftigsten auftretenden rhythmischen Vorgänge war nun aber der directe Vergleich mit den Actionsströmen nur dann ein vollkommen einwandsfreier, wenn diese letzteren an gleicher Stelle beobachtet werden konnten. Ausserdem gab eine solche Beobachtung Anhaltspunkte für die von Hermann aufgeworfene Frage: Inwieweit betheiligt sich der Actionstrom an der verhältnissmässig rasch auftretenden Negativität des Querschnittes?

Weiterhin hatte, wie unten ausführlich gezeigt wird (S. 382 ff.), Reizung des Muskels mit dem constanten Strom die gleichen periodischen, elektrischen Vorgänge hervorgerufen und hierbei konnte bei starker Abkühlung des Muskels die Verlangsamung im Ablauf und der Fortleitung jeder einzelnen Negativitätswelle, sowie die Verlängerung der Perioden in viel auffallender Weise sichtbar gemacht werden. Dies war dadurch möglich, dass bei der Durchströmung des Muskels mit dem constanten Strom auch während des Experimentes selbst der Muskel in der Kühl-

*) Auch in neuerer Zeit hat Burdon-Sanderson[13b]) bei Verzeichnung der Actionsströme am Capillarelektrometer meist von zwei Punkten des Muskels abgeleitet, welche von der Reizstelle weiter entfernt waren, um die Wirkung des Reizstromes auf das Elektrometer zu vermeiden. Nur an einer Stelle (S. 350) erwähnt er Versuche, bei denen die Reizstelle nahe an der einen Ableitungselektrode lag, so dass die „Latenzzeit" (Zeit vom Reizmoment bis zum Beginn der Ablenkung) nahezu verschwand. Weiter ist er auf diese Versuche nicht eingegangen.

kammer verbleiben konnte, während er bei der Querschnittsanlegung mindestens eine Minute der wärmeren Luft des Zimmers vor dem eigentlichen Versuch wieder ausgesetzt werden musste. Aus diesem Grunde habe ich auch bei sehr niedrigen Temperaturen in den folgenden Versuchen die Actionsströme verzeichnet, wie sie bei Reizung des Muskels mit Inductionsschlägen erhalten wurden, und zwar wurde zum Theil von der Reizstelle selbst abgeleitet. Die wenigen wiedergegebenen Curven (Taf. VIII) sind nur ausgewählte Beispiele einer grossen Zahl ähnlicher Versuche, die unter anderer Fragestellung in einer späteren Arbeit mitgetheilt werden sollen.

Durch den oben (S. 343) geschilderten Contactapparat konnten, in ähnlicher Weise wie mit dem Fallrheotom, in einem bestimmten Zeittheilchen zwei gegensinnige, möglichst gleichartige Inductionsströme durch einen Theil des Muskels geschickt werden und sehr kurze Zeit darauf liess sich die wirksame Verbindung mit dem Messinstrument herstellen. HERMANN benutzte im ersten Theil seiner Versuche dieselben zwei Elektroden zur Zuführung des Doppelinductionsschlages und zu der kurz darauf folgenden Ableitung zum Galvanometer. Später[16]) war beiden Stromkreisen nur eine Elektrode gemeinsam. In der Zwischenzeit zwischen Reizung und Ableitung besorgte das Fallrheotom die entsprechende Umschaltung. Bei meinen Versuchen ging ich, um die polarisatorische Nachwirkung zu verringern, von der gemeinsamen Zuleitung beider Ströme ganz ab. Ich verzichtete damit im strengsten Sinne auf eine Reizung des Muskels genau an der Ableitungsstelle. Meine Anordnung war folgende: Der auf dem Spannbrett befestigte Muskel *M* (vergl. die beistehende schematische Zeichnung) wurde durch E_3 und E_4 mit dem Elektrometer verbunden. Die Baumwollfäden der bei E_1 und E_2 angelegten Elektroden standen mit den beiden Enden der secundären Spirale in Verbindung. Die ausserordentlich rasch durch den Contactapparat hintereinander erfolgende Schliessung und Oeffnung des primären Stromes riefen im Muskel gegensinnige Inductionsströme hervor, welche im Muskel von E_2 nach E_1 bezw. von E_1 nach E_2 verliefen. Wie besondere Versuche lehrten, tritt bei hinreichend starkem primären Strom



Digitized by Google

(bei Einschaltung von 10 Accumulatoren und 8 Grove) an beiden Elektroden, den Kathoden des Schliessungs- und Oeffnungsschlages, also nahezu gleichzeitig eine Erregung des Muskels auf. Diese Erscheinung liess sich in vielen Versuchen bei weitem Abstand von E_1 und E_2 als „Doppelwelle" an den Capillarelektrometercurven nachweisen. In diesen Versuchen entsprach die Zeit des Beginns des zweiten Actionsstromes der für E_1 E_2 berechneten Leitungszeit.*) Jedenfalls wurde bei jedem Doppelstrom an den physiologischen Kathoden des Muskels in der Nachbarschaft von E_2 eine Erregung hervorgerufen.

Die Reizelektrode E_2 ist nur durch die Muskeldicke des namentlich bei der Spannung im oberen Drittel sehr dünnen Musculus Sartorius von der Ableitungselektrode E_3 geschieden. Auf ein strenges Gegenüberliegen von E_2 und E_3 wurde bei jedem Versuch sorgfältig geachtet. In diesem Fall unterschieden sich jedenfalls die physiologischen Elektroden nur um mikroskopische Strecken von den Ableitungsstellen, welche für die Elektrode E_3 in Betracht kamen. Ich werde daher unbedenklich auch bei dieser Art der Elektrodenanlagerung im Folgenden von einer Reizung an der Ableitungsstelle sprechen.

Zur Abkürzung bezeichne ich mit Engelmann[19]) im Gegensatz zum gewöhnlichen Sprachgebrauch diese Reizungsart als directe Reizung, dagegen als indirecte Reizung eine solche, bei der beide Ableitungselektroden E_3 und E_4 von den Reizelektroden E_1 und E_2 weiter entfernt liegen, also z. B. in der Figur die Anlagerung der Reizelektroden wie: $E_1 E_2'$; in diesem Fall ist also eine Zwischenstrecke $E_2' E_3$ vorhanden. In den hier beschriebenen Versuchen öffnete der Contactapparat im Durchschnitt 0.0004—0.0008″ nach der Reizung die gut leitende Nebenschliessung zum Capillarelektrometer. Diese Zeitdifferenz entspricht in den Photographien auf Taf. VIII der Strecke, um die in den meisten Versuchen der obere Hebel sich länger in derselben Horizontalen hält, als der untere. Auf diese Weise gelingt es, bei günstiger Einstellung den Inductionsstrom völlig abzublenden, anderenfalls tritt er als scharfe Zacke auf, die den weiteren Ablauf der Actionsströme nicht merklich beeinträchtigt. Dass dieses thatsächlich gelingt,

*) Einzelheiten über diese Beobachtungen und Folgerungen hieraus finden sich in der späteren ausführlichen Mittheilung.

ist aus den Versuchen 42—45 Taf. VIII und aus den analysirten Curven Taf. XIII 42b—45b zu ersehen. Eine Entstellung der Curve durch den Inductionsstrom ist erstens dann unwahrscheinlich, wenn trotz Umkehrung der Richtung der Inductionsströme in beiden Fällen der von der Reizstelle und einer entfernten Muskelstelle abgeleitete doppelphasische Actionsstrom nur geringe Unterschiede aufweist. Dieser Fall ist in Figur 43 und 44 verwirklicht. Im ersteren Versuch lag die Kathode des Oe-stromes in E_3, im letzteren die des Schliessungstromes.*) Trotzdem ist der Verlauf des doppelphasischen Actionsstromes in beiden Versuchen im Wesentlichen der gleiche.

Zweitens liesse sich eine Entstellung der Curve bei der directen Reizung daran erkennen, dass sie in ihrem Verlaufe wesentlich von einer solchen bei indirecter Reizung abwiche. Auch dieses ist bei gut gelungenen Versuchen nicht der Fall: Die indirecte Reizung in Versuch 42 giebt eine Curve des doppelphasischen Actionsstromes, welche mit der kurz darauf bei directer Reizung verzeichneten Fig. 43 gut übereinstimmt, abgesehen von bestimmten bei indirecter Reizung immer vorhandenen Abweichungen. Sehr beweisend ist auch der in Fig. 45 auf ein und derselben Platte aufgenommene Doppelversuch, die obere Curve entspricht der directen, die untere der indirecten Reizung. Der bereits zu den Curven 42—44 benutzte Muskel war in E_4 abgetödtet worden und nun wurde der einphasische Actionsstrom aufgezeichnet, einmal als die eine Reizelektrode E_2 gegenüber E_3 lag, das andere Mal als sie 20 mm kniewärts von dieser Stelle dem Muskel anlag.

Ehe ich auf die einzelnen Versuche eingehe, sei noch darauf hingewiesen, dass bei allen diesen Versuchen zunächst der bei normalen Muskeln durch geringe Ungleichartigkeiten, sei es der Elektroden sei es der Ableitungsstellen selbst, häufig nicht ganz unbedeutende Strom, besonders aber bei den Versuchen mit Längsquerschnittsableitung der kräftige Demarcationsstrom compensirt werden musste. Geschieht dieses zuvor nicht, so würde bei Oeffnung der Nebenschliessung die Bewegung des Quecksilbers durch zwei Kräfte gleichzeitig veranlasst werden, den Actionsstrom und den bereits vorhandenen Dauerstrom. Die berechnete Curve

*) Um den Schliessungs- und Oeffnungsinductionsschlag möglichst gleichartig zu machen, waren die Enden der primären Spirale durch einen Lampenwiderstand leitend mit einander verbunden.

entspricht dann der algebraischen Summe beider elektromotorischen Kräfte. Da nie für längere Zeit der von den Muskeln und Elektroden gelieferte Strom constant bleibt, so ist häufig beim Versuch selbst die Compensation schon in geringem Maasse gestört und man erhält bei Oeffnung der Nebenschliessung gleichzeitig eine deutliche Dauerablenkung (Vergl. Fig. 44 und 45). Vor Aufzeichnung der analysirten Curven wurde die elektromotorische Kraft dieses „Reststromes" in entsprechender Weise von allen berechneten Werthen in Abzug gebracht, um die Ergebnisse übersichtlicher zu gestalten.

Die Beispiele der Actionsströme bei Zimmertemperatur (Fig. 42—45 u. 49) zeigen, dass bei directer Reizung, Fig. 43—45, die erste Phase ausserordentlich rasch ansteigt. 2 bezw. 2,5 Skalentheile*) nach der Reizung ist das Maximum der Negativität an der Reizstelle erreicht. Diese Anstiegszeiten von 1,6 bezw. 2,0 Tausendstel Secunden (viele andere Versuche führten zu dem gleichen Ergebniss), stimmten mit den von Hermann gemachten Angaben überein, dass das Maximum der Negativität an der Reizstelle zwischen 0.0011 und 0.0035″ liegen müsse. Im Gegensatz hierzu ist bei indirecter Reizung der Anstieg ein allmählicher. In 3 bezw. 4 Skalentheilen steigt hier die Curve in den Versuchen 42 und 45 an, oder gar in 4,5 Skalentheilen in Fig. 49. Dieses langsamere Ansteigen der Curve bei entfernt liegender Reizstelle weist auf die individuellen Verschiedenheiten der im Sartorius vorhandenen Faserarten hin, worauf ich bei anderer Gelegenheit eingehen werde. Zugleich nimmt im Allgemeinen**) bei indirecter Reizung, wie lange bekannt, mit der Entfernung von der Reizstelle am ausgeschnittenen Muskel die Stärke des Actionsstromes ab, dies zeigt sehr deutlich der Doppelversuch 45, bei dem im Fall der indirecten Reizung die Zwischenstrecke 20 mm betrug. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit hält sich, wie in vielen anderen, so auch den mitgetheilten Versuchen bei indirecter Reizung in den üblichen Grenzen. Für Versuch 42 ergiebt sich 2,6 m, Versuch 45 2,8 m und Versuch 49 3,4 m, Werthe, die den bereits von

*) 1 Skalentheil kann mit einem sehr geringen Fehler (höchstens 4%) gleich 0.0008″ gesetzt werden.

**) Burdon-Sanderson hat bezüglich des Decrementes eine Anzahl Versuche mit 5 und mit 20 mm Reizdistanz angestellt und erhält etwa in der Hälfte der Fälle ein deutliches Decrement bei der entfernteren Reizung.

BERNSTEIN am Rheotom auf dieselbe Weise bestimmten gut entsprechen.

Es darf nicht übergangen werden, dass, wie in den Curven 42—44, so auch in anderen Versuchen gerade bei 18—20° Zimmertemperatur die zweite Phase in den berechneten Capillarelektrometercurven absolut grösser ausfällt, als sich bei Berechnung des doppelphasischen Actionsstromes aus 2 sogar gleich grossen einphasischen Curven ergeben würde. Es ist zwar auffällig, wie rasch bei 18—20° und frischem Muskel in günstigen Fällen die einphasische Schwankung abläuft (Vergl. Fig. 49b); aber auch bei entsprechender Subtraction zweier derartigen Curven fällt die zweite Phase noch etwas kleiner aus als in den bei mittlerer Temperatur wirklich erhaltenen zweiphasischen Actionsströmen (43b, 44b Taf. XIII). Bei niedrigerer Temperatur dagegen, wo der Ablauf der elektrischen Erscheinungen ein unverhältnissmässig viel langsamerer wird, tritt wie bspw. Fig. 46b zeigt (T — + 1,5°) die Verminderung der zweiten Phase viel deutlicher hervor.

Vergleicht man nun die angeführten Curven der doppelphasischen Actionsströme mit dem Ablauf der elektrischen Ströme im unverletzten Muskel, wie sie nach der Durchschneidung auftreten, so ist die auffallendste Aehnlichkeit vorhanden.

Eine besonders wirksame Querschnittsanlegung am vorher nicht verletzten Muskel, war in Fig. 2b Taf. X wiedergegeben. Auch hier begann, nach unseren Beobachtungsmitteln im unmittelbaren Anschluss an die Verletzung der steile Anstieg der Curve, welcher der sich rasch ausbildenden Negativität der Verletzungsstelle entsprach. Dass bei der elektrischen Reizung der Anstieg 2, bei der Querschnittsanlegung im Durchschnitt 3 Skalentheile dauert, ist ohne Belang, zumal wenn man, ganz abgesehen von kleinen Messungsfehlern, berücksichtigt, dass bei der Querschnittsanlegung die Zeit vom Beginn der Durchschneidung an gerechnet wurde, die Durchschneidung selbst aber, reichlich gerechnet 1 Skalentheil (0.0008″) in Anspruch nahm. Es besteht nun auch gute Uebereinstimmung zwischen dem zeitlichen Auftreten der zweiten Phase nach der Durchschneidung und der Entwicklung der zweiten Phase des Actionsstromes bei der elektrischen Reizung. Da die Zeit des Auftretens der zweiten Phase von dem Abstand der Elektroden abhängt, so werden zum Vergleich zwei Versuche mit annähernd gleicher Elektrometerstrecke herangezogen werden müssen.

Digitized by Google

Bei der Reizung mit Inductionsströmen in Fig. 43b, 44b war der Abstand der Elektroden 10.5 mm und die Zeit zwischen dem Maximum der ersten und der zweiten Phase 6 Skalentheile = 0.0048″. Bei ähnlichen Elektrodendistanzen und Querschnittsanlegungen kommt man zu sehr ähnlichen, der Elektrometerstrecke angenähert proportionalen Werthen.*) So betrug der zeitliche Abstand des Maximums der ersten und zweiten Phase: in Fig. 2 bei 14.5 mm Elektrodenabstand 7 Skalentheile = 0.0056″, bei 14 mm in Fig. 3 6 Skalentheile = 0.0048″, bei 5 mm in Fig. 5 3 Skalentheile = 0.0024″ und bei 19 mm Elektrodenabstand in Fig. 7 9,5 Skalentheile = 0.0076″.

Auf die geringere absolute Grösse der zweiten Phase bei der Querschnittsanlegung komme ich weiter unten noch zu sprechen. Dass zwischen den bei der mechanischen Reizung auftretenden elektrischen Erscheinungen und den durch Inductionsschläge hervorgerufenen Actionsströmen eine so auffallende Aehnlichkeit bestand, wie sie im vorhergehenden beschrieben wurde, war von vornherein nicht einmal zu erwarten. Es schien garnicht ausgeschlossen, dass je nach der Beschaffenheit des Reizes der Actionsstrom in einer merklich verschiedenen Form verlaufen könnte.

War bei der Querschnittsanlegung von zwei Stellen des Muskels abgeleitet worden, welche beide entfernt von der Schnittstelle lagen (Fig. 6b u. 8b Tafel XI), so zeigte der zuerst auftretende Actionsstrom einen langsameren Anstieg und eine weit geringere Höhe als der an der Querschnittsstelle selbst erhaltene. Auch hiefür liefern die oben beschriebenen Actionsströme bei indirecter elektrischer Reizung einen zutreffenden Vergleich. Freilich kommt für den Grössenunterschied der Negativitätswelle bei der verschiedenen Elektrodenlage für den mechanisch gereizten Muskel noch die Frage in Betracht, in wieweit sich an der ersten Negativität des Querschnittes zwei Processe betheiligen.

Das Verhalten der Actionsströme bei der Abkühlung des Muskels wurde durch eine Reihe von Curven festgestellt. Diese waren bei sehr allmählicher Temperaturherabsetzung gewonnen, und brachten die schrittweise Veränderung des Actionsstromes von Zimmertemperatur bis auf -3^{0} zur Anschauung.

*) Es kann dieses natürlich nur in gewissen Grenzen zutreffen, da je nach der noch vorhandenen Negativität der proximalen Elektrode das Maximum der Negativität der entfernteren Elektrode eine geringe Verschiebung erfahren muss.

Hier muss ich darauf verzichten, diese Reihen wiederzugeben und führe nur an einigen Beispielen den Verlauf des Actionsstromes bei etwa 0° und unterhalb von 0° kurz an.

Die Kurve 46b Taf. XIII (Vergl. 46 Taf. VIII) zeigt den Verlauf des doppelphasischen Actionsstromes bei einer Temperatur der Kühlkammer von + 1,5°. Da die Abkühlung sehr langsam herbeigeführt wurde, dürfte die Temperatur des Muskels von der der Kammer nicht wesentlich abweichen. Der Abstand der Ableitungselektroden E_3 E_4 betrug 12 mm, die eine Reizelektrode E_2 lag nur durch die Muskeldicke geschieden der Ableitungselektrode E_3 gegenüber. Wegen der durch den Inductionsstrom erzeugten Zacke konnte die Curve erst vom Skalentheil 1 an gemessen werden. Der Anstieg der Curve ist bei der niedrigen Temperatur nun ganz ausserordentlich verlangsamt. Erst 20 Skalentheile (0.016″) nach der Reizung wird hier das Maximum erreicht. Dieses beträgt trotz der starken Abkühlung 54 T. D.*) Die elektromotorische Kraft des Actionsstromes hat also, was BURDON-SANDERSON[20]) bei einer Temperatur von 6° bereits feststellte, auch bei dieser viel stärkeren Abkühlung keine merkliche Herabsetzung erfahren. Die zweite Phase culminirt 25 Skalentheile (0.020″) nach der ersten und ist fast um die Hälfte niedriger als die erste Phase. Dieses Verhalten deutet auf die durch Versuche mit dem einphasischen Actionsstrom sicher beobachtete Eigenschaft des „Kaltmuskels", dass die durch den Reiz hervorgerufene Negativität an der betreffenden Stelle nur sehr langsam wieder verschwindet. Eine zweite Eigenschaft des auf 0° gekühlten Muskels tritt in der ausserordentlich geringen Fortpflanzungsgeschwindigkeit des elektrischen Vorganges hervor. Der Versuch 50 Taf. VI zeigt den Verlauf des einphasischen Actionsstromes an einem auf + 1,9° abgekühlten Muskel bei indirecter Reizung. Bei gleicher Lage der Ableitungsstellen war zuvor bei Zimmertemperatur der Versuch 49 ausgeführt worden. In letzterem Fall betrug die Leitungsgeschwindigkeit für die 23 mm lange Zwischenstrecke 3,4 m, nach der Abkühlung wurde nur ein Werth von 0,7 m erreicht. Dieselbe Veränderung, wie bei der doppelphasischen Curve 46b, erfährt auch hier der Anstieg. Erst nach 27 Skalentheilen (0.0216″) wird das Maximum der elektromotorischen Kraft

*) 1 T. D. = elektromotorische Kraft von 1 Tausendstel Daniell.

Digitized by Google

erreicht, welches in diesem Versuch, was keineswegs immer bei der gleichen Temperatur und indirecter Reizung der Fall ist, sich wesentlich erniedrigte und nur 16 T. D. beträgt. Diese geringe Fortpflanzungsgeschwindigkeit steht mit den Angaben Burdon-Sanderson's in Einklang. Nur werden in dem von mir beschriebenen Versuch bei so niedriger Temperatur die Unterschiede noch viel auffallender. Aehnliche niedrige Werthe erhielt Burdon-Sanderson[135b]) bei Benutzung von Muskeln, welche längere Zeit in Salzlösung aufbewahrt waren und dann bei einer Temperatur von 6 oder 8° gereizt wurden.

Die auffallend langsame Reaction des stark gekühlten Muskels legte die Frage nahe, ob bei Temperaturen zwischen 0° und — 5° es gelingt, schliesslich auch die elektrischen Vorgänge so zu verlangsamen, dass diese trotz empfindlicher Messinstrumente kurze Zeit nach der Reizung noch unter der Schwelle der Wahrnehmbarkeit bleiben, ob also unter diesen abnormen Verhältnissen eine elektrische Latenz besteht?

In Versuch 47 Taf. VIII (47b Taf. XIII) wurde von zwei unverletzten Muskelstellen in 12 mm Abstand zum Elektrometer abgeleitet. Die eine Reizelektrode lag der einen Ableitungselektrode direct gegenüber. Der Muskel war auf — 0.1° (wahrscheinlich kurz zuvor schon tiefer) abgekühlt worden. Da der Inductionsstrom durch eine starke nach oben gerichtete Zacke die Curve entstellt, so konnte hier die elektromotorische Kraft innerhalb der ersten Skalentheile nicht mit Sicherheit gemessen werden. Jedenfalls wird dieselbe aber erst 4 Skalentheile nach der Reizung merklich grösser als 0, und von hier an erfolgt eine langsame, durch zahlreiche Messpunkte fest bestimmte Zunahme des Stromes. Noch sicherer erscheint aus der Curve des einphasischen Actionsstromes (48 Taf. VIII 48b Taf. XIII) eine elektrische Latenz hervorzugehen. Bei — 3° wurde der an der einen Elektrode abgetödtete Muskel gereizt, und zwar lag auch hier die eine Reizelektrode der Längsschnittselektrode gegenüber. Bis zum 4. Skalentheil nach der Reizung blieb die elektromotorische Kraft nahezu 0. Die kleine constante elektromotorische Kraft von 0.5 *TD*, welche vom Reizmoment an vorhanden war, ist wahrscheinlich auf unvollständige Compensation des Demarcationsstromes zu beziehen. Erst vom 4. Skalentheil an beginnt der anfangs steile, bald flacher werdende Anstieg. Ehe die durch den Reiz erzeugte Negativität

an der Reizstelle völlig geschwunden ist, vergehen 110 Skalentheile oder 0.088 Secunden. Man kann sagen: Die negative Schwankung dauert bei einem so stark gekühlten Muskel ebenso lange, wie eine Muskelzuckung bei Zimmertemperatur.

Bei der niederen Temperatur boten noch verschiedene andere Curven das Bild einer elektrischen Latenz dar; doch kann in Folge der Lage von Reiz und Ableitungselektrode in meinen Versuchen eine andere Deutung der beschriebenen Erscheinung nicht ganz von der Hand gewiesen werden.

Die beschriebenen Versuche mit starker Abkühlung zeigten, dass der elektrische Vorgang, sowohl die Zunahme wie die Abnahme der Negativität, durch die Kälte gewaltig verlangsamt wird. Bis gegen 0°, dem relativen mechanischen Maximum GAD's und HEYMANN's[21]), blieb hierbei, wie in dem Versuch 46b gezeigt wurde, die elektromotorische Kraft noch sehr hoch, von hier an nimmt dieselbe mit sinkender Temperatur rasch ab und der Vorgang der Zu- und Abnahme der Negativität an einer Muskelstelle zieht sich ganz ausserordentlich in die Länge. Bei der angewandten Methode der directen Reizung ergaben die niedrigsten Temperaturen sogar eine scheinbare elektrische Latenz.

Die bei der Querschnittsanlegung am schwach gekühlten Muskel nachgewiesene allmähligere Entwicklung des Muskelstromes, das Längerwerden der Perioden und der veränderte Ablauf der einzelnen elektrischen Wellen steht in Uebereinstimmung mit dem geschilderten Verhalten der Actionsströme.

Rückblick auf die bisherigen Befunde.

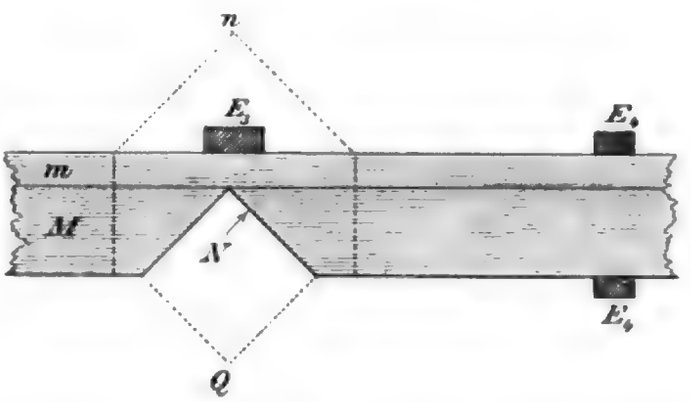
Der Vergleich der phasischen Actionsströme mit allen Ergebnissen der Querschnittsanlegung führt zu dem Schluss, dass die rhythmischen elektrischen Vorgänge bei der Querschnittsanlegung der Ausdruck für periodische von der Schnittstelle ausgehende Erregungen sind. Hierauf braucht nicht weiter eingegangen zu werden, da nach allen Versuchsreihen diesbezügliche Erwägungen angestellt wurden. Dagegen blieb eine bei der Querschnittsanlegung aufgeworfene Frage bisher noch unerörtert: Stellt, wie HERMANN vermuthete, der in den ersten Tausendsteln einer Secunde nach der Querschnittsanlegung sich entwickelnde Strom gleichsam die Summe von zwei Vorgängen dar? Ist der abgeleitete Längs-

Digitized by Google

querschnittsstrom die Resultirende aus zwei verschiedenen Kräften, dem Absterbe- und dem Erregungsstrom?

Muskeln, die durch Aether unfähig geworden waren noch Actionsströme zu liefern, gaben doch noch einen mittelkräftigen Längsquerschnittsstrom. Eine solche Beobachtung würde dafür sprechen, dass ein Demarcationsstrom, welcher ebenfalls sogleich nach der Durchschneidung beginnt und rasch an Stärke zunimmt, unabhängig von dem mit Actionsströmen verknüpften typischen Erregungsvorgang entstehen kann.

Andererseits zeigten auch Versuche an einseitig abgetödteten gut erregbaren Muskeln (Fig. 1 Taf. I), dass während des Verschwindens einer jeden Erregungswelle der Längsquerschnittsstrom in einer gewissen Höhe bestehen bleibt, dass also neben den Actionsströmen ein sich vielleicht allmählig entwickelnder Bestandstrom vorhanden war. Derartige Beobachtungen würden nun zu dem einfachen Schluss führen, dass der Strom nach der Querschnittsanlegung jeweilig die Summe zweier mit Negativität verbundener Processe in den soeben durchtrennten Fasern darstellt. Der eine Vorgang würde nach einem allmähligen Anwachsen sich bald einem constanten Werthe annähern, der zweite dagegen wäre nur in der ersten Zeit nach der Durchschneidung vorhanden und würde in dieser Zeit eine Reihe periodischer Schwankungen von Null bis zu einem schrittweise abnehmenden Maximum durchlaufen. Dieser Schluss lässt sich aber aus meinen Versuchsergebnissen nicht ohne Weiteres ableiten. Eine besondere Schwierigkeit liegt in der von mir nothgedrungen verwendeten Anordnung der Ableitungselektroden. Ist Q der an den Muskel Mm angelegte Querschnitt, so wird der von E_3 und E_4 gewonnene Strom, wie bereits oben erwähnt, einen Längsschnittsstrom darstellen, der dadurch eine höhere elektromotorische Kraft besitzt, dass der Punkt der stärksten Negativität nahe dem spitzen Ende des Schrägschnittes in N liegt. Der abgeleitete Strom würde nun, wenn die durchtrennten



Fasern nicht im Stande wären in rhythmische Erregung zu gerathen, doch noch dadurch periodische Zunahme erfahren können, dass die undurchtrennten Fasern *m* bei E_3 rhythmische Erregungen erleiden. So könnte das Negativwerden der E_3 anliegenden Fasern *m* zu einer zeitweiligen Vervollständigung einer elektromotorischen Fläche führen, wie man sie sich durch die durchtrennten Fasern gelegt denken kann. Es würde dieses auch eine Zunahme der elektromotorischen Kraft im ableitenden Bogen ergeben.

Die andere Annahme wäre die, dass ausser den unverletzten Fasern auch die durchschnittenen in rhythmische Erregung geriethen. Für diese letztere Vermuthung spricht nun die Thatsache, dass in den Versuchen, in denen E_4 einem Längsschnitt anlag, die doppelphasischen Schwankungen nach der Querschnittsanlegung anfangs in der zweiten Phase weit unter die Nulllinie herabgingen. Hierzu reicht die Erregung des erhalten gebliebenen Faserbündels schwerlich aus, um zeitweilig E_4 stärker negativ zu machen als E_3. Diese mehrfach beobachtete Thatsache der tiefen Senkungen der Curve macht es sehr wahrscheinlich, dass neben den unverletzten auch die durchschnittenen Fasern periodische Erregungen in der ersten Zeit nach der Durchschneidung erfahren.

Ob diese rhythmischen Vorgänge in den durchschnittenen Fasern auch auf die der Elektrode E_3 entsprechenden Negativitätsmaxima von Einfluss sind, erscheint zweifelhaft. Wir wissen nicht, ob ein ganz frischer Querschnitt durch die Erregung der durchschnittenen Fasern stärker negativ werden kann gegenüber dem ruhenden Muskel.*) Die geschilderten Beobachtungen machen nur wahrscheinlich, dass neben den Fasern *m* auch die Fasern *M* zugleich mit in Erregung gerathen, da für die jeweilige starke Negativität von E_4 die Erregung der Fasern *m* allein nicht ausreichen kann. Die Negativitätsmaxima von E_3 dagegen könnten durch die Erregung der Fasern *m* allein bedingt sein, welche

*) Ein Vergleich der Stärke des Längs-Querschnittstromes kurz nach der Durchschneidung und in späteren Stadien wird bei meiner Anordnung nichts beweisen können, da sich mit weitergehendem Absterben insbesondere bei einem eventuellen Uebergreifen des Processes auf die nicht durchschnittenen, sondern nur geschädigten Fasern die elektromotorischen Kräfte im ableitenden Bogen in uncontrolirbarer Weise ändern können.

jedesmal den von den Fasern *M* gelieferten Bestandstrom verstärkten.

Die Entscheidung der Frage, ob ein frisch angelegter Querschnitt bei reiner Querschnittsableitung innerhalb der ersten Zeit durch die Erregung seiner Fasern noch stärker negativ werden kann, ist also durch meine Versuche nicht geliefert. Um das zu entscheiden, müsste eine längere Muskelstrecke (*n* in der obigen Textfigur) momentan völlig zerquetscht und dann von E_3 und einem entfernten Punkte E_4 zum Elektrometer abgeleitet werden, was technisch gewisse Schwierigkeiten darbietet.

Die rhythmischen elektrischen Schwankungen bei der Querschnittsanlegung, wie sie in zahlreichen Beispielen, sei es als ein-, sei es als zweiphasischer Actionsstrom, sich darstellten, mussten ihrem Umfange nach sämmtlichen Fasern angehören. Jedenfalls konnten sie sich nicht nur auf die wenigen undurchschnittenen beschränken. Dass sie zunächst von ein und derselben Muskelstelle ausgingen, bewies ihre strenge rhythmische Folge. Wenn jener Process an den verschiedenen Fasern gleichzeitig an ganz verschiedenen Stellen ausgelöst würde, so könnte man sich das streng rhythmische Verhalten nicht erklären. Dass die Auslösungsstelle am Querschnitt liegt, ist dadurch erwiesen, dass, je nach Abstand der ableitenden Elektroden vom Querschnitt, jene Zustandsänderungen unter den Elektroden verschieden spät auftreten. Ja, der Vorgang pflanzt sich mit einer Geschwindigkeit durch die Muskelfaser fort, welche innerhalb der Grenzwerthe der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung liegt. Wie die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, so nimmt auch die Leitungsgeschwindigkeit für die beschriebenen rhythmischen Vorgänge mit der Abkühlung des Muskels ab.

Veränderungen des Rhythmus, welcher innerhalb der Zimmertemperatur in engen Grenzen schwankt (Mittelwerth aus 18 Wellen verschiedener Versuche = 0.0092″), werden in sehr ausgiebiger Weise durch Temperaturherabsetzungen bewirkt: Bei starker Abkühlung waren die Perioden nahezu doppelt so lang.*) Alle Thatsachen sprechen dafür, dass es sich um einen rhythmischen Erregungsvorgang in der Muskelfaser

*) Einen ähnlichen Einfluss der Temperatur sah Biedermann[3]) bei den Muskeln, welche in Sodalösung rhythmische Contractionen ausführten.

handelt, welcher von einem frisch angelegten Querschnitt ausgeht.

Wodurch könnten nun diese rhythmischen Erregungen hervorgerufen werden?

Es wäre denkbar, dass die schweren Schädigungen des Protoplasmas direct in chemisch-physikalische Vorgänge ausliefen, welche aus ähnlichen Gründen, wie sie bei den verschiedenartigsten Vorgängen in der nicht organisirten Natur hervortreten, selbst eine Periodik annehmen, oder im Stande wären, eine solche in der erregbaren Substanz herbeizuführen trotz ihrer constanten Einwirkung.

Es wäre aber auch möglich, dass die chemisch-physikalischen Veränderungen des Protoplasmas, welche beim Absterben ausgelöst werden, ganz gleichmässig und aperiodisch verliefen und auch keine periodischen Erregungen veranlassen könnten.

Würden die inneren, uns bis jetzt verschlossenen Vorgänge an sich die Rhythmen nicht erzeugen, so wäre daran zu denken, dass Begleiterscheinungen jener im Stande wären, rhythmisch erregend auf das Protoplasma einzuwirken. Ein solcher secundärer Vorgang müsste die Eigenschaften besitzen:

I. Auf die Muskelfaser als Reiz zu wirken,

II. a) selbst discontinuirlich zu sein, oder

b) bei constanter Einwirkung periodische Erregungen in den Muskelfasern zu erzeugen.

Von den secundären Vorgängen des Absterbeprocesses kam in erster Linie der constante Strom in Betracht.*) Hat der Demarcationsstrom, nach aussen abgeleitet, auch eine geringe Stärke, so können doch in der nächsten Nachbarschaft der elektromotorisch wirksamen Theilchen, worauf HERMANN[28]) aufmerksam machte, diese Strömchen eine hohe Intensität erlangen. Es lag der Gedanke um so näher, den entstehenden Demarcationsstrom mit seinen chemisch-physikalischen Folgen als mögliche Ursache der rhythmischen Erregungen, nicht als belanglose Begleiterscheinung anzusprechen, als viele Experimente erwiesen haben, dass Veränderungen des äusseren ableitenden Schliessungsbogens des Muskelstromes zur Erregung des Nervens oder des Muskels führen können. In allen diesen Fällen handelte es sich aber um

*) Bei Muskeln, die bspw. durch Narkose erregungsunfähig gemacht waren, trat, wie oben gezeigt war, ein bald sein Maximum erreichender und dann constanter Absterbestrom auf.

Digitized by Google

Stromesschwankungen, wie sie bspw. bereits von Hering[2]) dazu benutzt wurden, den mit Querschnitt versehenen Sartorius in eine anhaltende rhythmische Erregung zu versetzen, einfach dadurch, dass der Muskel beim Erschlaffen jedesmal eine äussere Nebenschliessung seines Demarcationsstromes durch Eintauchen in eine leitende Flüssigkeit herstellte. Auch die von Kühne als chemische Reizungen beschriebenen Vorgänge, wie sie bei Benetzung des Muskels mit verschiedenartigen Flüssigkeiten beobachtet wurden, führt Hering auf die Schwankungen des Demarcationsstromes zurück. Auf demselben Princip der Stromesschwankung durch äussere Nebenschliessung gründet sich die von dem gleichen Forscher beobachtete Erscheinung: Fällt ein Tropfen leitender Flüssigkeit auf eine Wunde des curaresirten Sartorius, so zucken die durchschnittenen Fasern, die Wundränder werden plötzlich auseinandergezogen, so dass die Wunde vorübergehend stärker klafft. Wie zuverlässig durch eine derartige Veränderung der äusseren Nebenschliessung des Muskelstromes die Reizung herbeigeführt werden kann, beweist die Beobachtung Hering's, dass bei wiederholtem Auftropfen mit Leichtigkeit dreissig solche Zuckungen hintereinander zu erzielen waren.

Die soeben beschriebenen Versuche hatten für die Stromesschwankungen des Demarcationsstromes gezeigt, dass dieselben hinreichen, um den Muskel zu erregen. Eine ganz andere Frage war aber die oben aufgeworfene: Kann durch das Bestehen des constanten Demarcationsstromes eine Reihe von Erregungen, die den nach der Querschnittsanlegung beobachteten ähnlich sind, hervorgebracht werden? Die zur Beantwortung dieser Frage in Betracht kommenden Ergebnisse anderer Forscher werden im Folgenden ihre Berücksichtigung finden.

Um der ausgesprochenen Vermuthung eine experimentelle Grundlage zu geben, wurde der Versuch gemacht, im Hinblick auf die galvanischen Vorgänge gewissermaassen einen künstlichen Querschnitt am Muskel herzustellen, ohne ihn zu verletzen, d. h. eine gewisse Strecke des Muskels mit einem constanten Strom zu durchströmen und hierdurch den Längsquerschnittsstrom zu ersetzen. Treten unter diesen Umständen jenseits von der Kathode rhythmische elektrische Wellen der beschriebenen Art auf, so ist wenigstens die Möglichkeit erwiesen, die Rhythmen bei der

Querschnittsanlegung durch die constanten galvanischen Eigenschaften des verletzten Muskels zu erklären.

An Stelle der obigen Frage habe ich mir in Folgendem die Aufgabe gestellt zu entscheiden, ob der constante Strom während seines unveränderten Bestehens rhythmische elektrische Vorgänge ähnlich denen bei der Querschnittsanlegung erzeugt.

III. Die elektrischen Erscheinungen bei der Durchströmung des Muskels mit dem constanten Strom.

Bei Untersuchung der Einwirkung des constanten Stromes auf den Muskel, hatten sich schon in früher Zeit Beobachtungen ergeben, welche die strenge Gültigkeit des DU BOIS-REYMOND'schen Erregungsgesetzes bei der Reizung des Muskels fraglich erscheinen liessen. In den Untersuchungen BIEDERMANN's[4]) sind diese älteren Angaben wiedergegeben, so dass ich hier nicht darauf zurückzukommen brauche.

Durch HERING[2]) und BIEDERMANN[3 u. 4]) wurde gerade über die Frage, ob der Muskel, während er von einem constanten Strom durchsetzt wird, in eine gleichförmige Dauererregung oder in eine rhythmische Erregung geräth, eine Reihe von Untersuchungen angestellt. Eine ältere Beobachtung HERING's[2]) deutet sogar darauf hin, dass die dauernde Schliessung des Muskelstromes unter Umständen ausreicht, rhythmische Erregungsvorgänge hervorzubringen. Wird ein verletzter curaresirter Sartorius*) in Kochsalzlösung gebracht, so zeigt er häufig eine dauernde Unruhe, welche nur auf die dauernde Nebenschliessung seines eigenen Stromes durch die Salzlösung bezogen werden kann. In gleicher Weise vermögen aber auch sehr schwache fremde zugeleitete Ströme in einem Muskel dauernde Unruhe zu erzeugen, die allerdings immer nur einzelne Faserpartien betrifft und besser gesehen, als verzeichnet werden kann. Diese Erscheinungen wirklicher rhythmischer Erregungen durch den constanten Strom hat nun BIEDERMANN auf zwei Wegen weiter verfolgt.

Er untersuchte die Dauercontractionen an Muskeln, welche durch eine alkalische Salzlösung sehr empfindlich gemacht worden

*) Nach Beobachtungen HERING's wird durch Curaresiren die Neigung des Muskels zu rhythmischen Contractionen begünstigt.

Digitized by Google

waren, mit schwachen Strömen, und andererseits normale curaresirte Muskeln mit stärkeren Strömen.*) In beiden Fällen konnte er beobachten, dass die Schliessungsdauercontraction sehr häufig aus einzelnen rhythmischen Zuckungen zusammengesetzt erscheint, die namentlich gegen das Ende der Contraction sich oft in sehr regelmässige Reihen einzelner Zuckungen auflösen. „Im Beginn einer Schliessungsdauercontraction folgen sich", wie Biedermann beschreibt, „voraussichtlich die einzelnen Impulse einander so rasch, dass die resultirende Curve streckenweise fast ganz stetig verläuft, und erst die beträchtliche Verlangsamung des Rhythmus führt zu der Entstehung der an der Curve nachweisbaren Einzelzuckung." Aus dem Vergleich der Höhe einer Zuckung des Muskels bei maximalem Inductionsreiz mit der Zusammenziehung bei Schliessung eines stärkeren constanten Stromes zieht Biedermann den Schluss, dass voraussichtlich bei stärkerem constanten Strom eine einfache Schliessungszuckung garnicht vorkomme, sondern es sich immer um eine summirte Zuckung handele. In Hinblick auf die Unregelmässigkeit und die sehr verschiedenartige Länge der Zuckungen spricht er mit v. Frey die Vermuthung aus: „es scheint nicht, dass Nerv, quergestreifter und glatter Muskel für einen bestimmten Rhythmus eingerichtet sind."

Nach diesen Ergebnissen Biedermann's erschien es nun zunächst nicht gerechtfertigt, die von mir unten beschriebenen gleichmässigen elektrischen Rhythmen mit jenen wechselnden mechanischen Rhythmen in Beziehung zu setzen; zumal da diese letzteren eine viel bedeutendere Länge besassen, sehr häufig $^1/_5$" und noch länger dauerten. Viel eher konnte man daran denken, dass jede der mechanischen Perioden Biedermann's ihrer Dauer nach eine ganze Reihe der von mir beschriebenen rhythmischen elektrischen Vorgänge umfasse, und dass je nach dem Zusammenwirken der einzelnen Erregungen in den verschiedenen Muskelfasern zu gewissen Zeiten mechanische Maxima und Minima auftreten; diese würden dann erst die Rhythmen Biedermann's veranlassen.

*) Schiff[39]), welcher noch bis in die neueste Zeit nur die idiomuskuläre Contraction als Dauerwirkung des constanten Stromes gelten liess, führt die rhythmische Erregung während der Stromesdauer darauf zurück, dass die durch einen stärkeren Reizstrom herbeigeführte Elektrolyse zur Discontinuität des Stromes Anlass giebt. (Versuch mit Einschaltung eines Hollunderrheostaten.) Vergl. gegen diesen Einwand den Versuch S. 387.

Beschreibung der Versuche.

Um die elektrischen Vorgänge in einem Theile des Muskels am Capillarelektrometer beobachten zu können, machte es sich erforderlich, nur einen kürzeren Theil des Sartorius mit dem constanten Strom zur durchsetzen, wollte man nicht störende Stromzweige des Reizstromes dem Elektrometer zuführen. Die Anordnung war daher folgende: Der Musculus sartorius eines curaresirten Teichfrosches wurde auf dem oben beschriebenen Spannbrett ziemlich stark gespannt, wobei sich der obere Muskeltheil der Hartgummirolle innig anlegte. (Bei diesen Versuchen war das Paraffinstück P entfernt.) Die als Anode dienende unpolarisirbare Pinselelektrode wurde dem Becken oder der oberen Sehne des Muskels fest angelegt. Dieses Ende des Muskels war durch die Hartgummirolle, an welcher der Muskel anlag, und durch das mit dem Wirbel W_1 verbundene Becken hinreichend unbeweglich gemacht (E_4). Als Kathode diente eine mit einem Waschlederstreif versehene Thonstiefelelektrode, welche mit ihrer Spitze d. h. dem vertical stehenden Waschlederstreifen durch die Durchbohrung der Hartgummirolle hindurchging und der concaven Fläche des aufliegenden Muskeltheiles sich innig anschmiegte (E_3 in Fig. 4 Taf. IX). Zum Elektrometer wurde von zwei unterhalb gelegenen Punkten durch um den Muskel geschlungene Baumwollfäden abgeleitet (E_1 u. E_2). In den folgenden Versuchen ist also die Elektrometerstrecke E_1 E_2, die Zwischenstrecke E_2 E_3, die Reizstrecke E_3 E_4, und zwar liegt die Kathode des constanten Stromes in E_3. Die Versuche wurden theils in der Weise angestellt, dass bei E_1 der Muskel thermisch abgetödtet wurde und nur der einphasische Actionsstrom zur Beobachtung kam. In anderen Fällen lagen die Elektroden E_1 und E_2 zwei unverletzten Muskelstellen an, sodass der doppelphasische Actionsstrom verzeichnet werden konnte.

Die ersten Versuche wurden mit einem verhältnissmässig schwachen Strom von zwei Daniell angestellt. Es traten in der That auch hier schon nach dem Stromschluss zwischen den Ableitungselektroden, welche beide unverletzten Muskelstellen anlagen, Schwankungen der Potentialdifferenz auf, doch waren unter diesen Bedingungen, wie die Curve Fig. 26 Taf. V zeigt, die elektrischen Schwankungen noch äusserst geringfügig und weniger

regelmässig. Um stärkere Wirkungen zu erhalten, wurde zunächst versucht, durch die von Biedermann[3]) empfohlene alkalische Salzlösung den Muskel empfindlicher zu machen. Bekanntlich sah Biedermann, dass in einer Lösung von Natronsalzen bestimmter Concentration die Muskeln sehr bald in leichte rhythmische Erregung geriethen. Obgleich die in diese Lösung gebrachten Sartorien das von Biedermann beschriebene Verhalten zeigten, ergaben Durchströmungen mit zwei Daniell kein wesentlich anderes Resultat. Ein derartiger Muskel lieferte bspw. die in Fig. 16 Taf. III abgebildete Schwankungscurve, als er ebenfalls in seinem oberen Theil mit einem Strom von 2 Daniell durchsetzt wurde und 15 mm von der Kathode des Reizstromes die proximale Ableitungselektrode lag. In diesem Fall war nur die erste Schwankung beträchtlich, die darauf folgenden erschienen nur als schwache Wellenzüge angedeutet.

Ganz anders gestaltet sich die Reaction des Muskels, wenn man stärkere Ströme zur Reizung verwendet. Ein derartiger Versuch ist in Fig. 19 Taf. III (analysirt 19b Taf. XI) wiedergegeben. Hier wurde noch ein „Natron-Muskel" verwendet, während in allen späteren Experimenten frische curaresirte Sartorien benutzt wurden. Der Versuch zeigt, dass nach dem durch Niedergehen des Hebelschattens markirten Stromschluss, entsprechend der Zwischenstrecke von 15 mm, eine Zeit von 11 Skalentheilen (= 0.0088″) vergeht, ehe eine Ablenkung des Meniscus auftritt. Unter den oben gemachten Voraussetzungen entspricht dies einer Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 1,7 m. (Kathode als Reizstelle angenommen.)*)

Der Rhythmus der hier beobachteten Schwankungen zeigt nun in der That mit den bei der Querschnittsanlegung beobachteten Perioden eine auffallende zeitliche Uebereinstimmung. Zur Abgrenzung der Perioden diente in dieser und vielen späteren Versuchen, in denen von zwei unverletzten Stellen des Muskels zum Elektrometer abgeleitet wurde, jede zweite Durchkreuzung der Curve mit der Nulllinie. Man erhält hier folgende Werthe:

*) Wie bekannt hatte Biedermann bei Reizung mit dem constanten Strom am gleichen Muskel mit Hülfe der mechanischen Verzeichnung Leitungsgeschwindigkeiten von 1—2 m gefunden. Auf die in neuerer Zeit von Engelmann[19]) betonte Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit vom Lebenszustand des Muskels wurde bereits oben hingewiesen.

11.2, 10.8, 12.4, 14.0, 13.6 Tausendstel Secunden, also im Durchschnitt 12.4 Tausendstel Secunden. Dieser Werth liegt nur wenig höher als der oben bei der Querschnittsanlegung beobachtete Rhythmus (Mittelwerth bei Zimmertemperatur 9,2 Tausendstel Secunden).

Bei Wiederholung des Versuches am frischen Muskel ergaben sich neben grösserer Leitungsgeschwindigkeit Rhythmen, die sich noch enger den früher erhaltenen Mittelwerthen bei der Querschnittsanlegung anschlossen. Ein besonders gut gelungener Versuch ist in Fig. 17 Taf. III wiedergegeben. Es kam zwar hier zur Reizung eine Kette von 5 Daniell und 3 Grove zur Verwendung*), da aber die Zwischenstrecke 19,5 mm betrug, war der direct in's Capillarelektrometer gelangende Stromzweig kaum merklich. Die Leitungsgeschwindigkeit ist hier 2,6 m, die Rhythmen betrugen hier: 10.6, 6.4, 7.6, 8.0, 9 6 im Mittel: 8.4 Tausendstel Secunden. Bei einem Vergleich dieses Versuches mit dem Curvenverlauf bei Querschnittsanlegung, wie bspw. mit Experiment 8 Taf. I, welches unter ähnlichen Bedingungen ausgeführt wurde, ist in Bezug auf Rhythmus, Grösse und Form der Schwankungen wie auch der Leitungszeit die Uebereinstimmung beider Curven eine geradezu erstaunliche. Es erscheint bemerkenswerth, dass derselbe Rhythmus mit nur sehr geringen Abweichungen an einer grösseren Zahl von Muskeln gefunden werden konnte. In folgender Tabelle seien nur die Mittelwerthe einer Reihe derartiger Bestimmungen mitgetheilt.

Bezeichnung der Curve	Mittelwerth für 1 Periode in Tausendstel Secunden	Zahl der bei jeder Curve gemessenen Perioden
28 IX α	8.0	5
28 IX β	8.0	4
30 IX γ	8.2	4
30 IX ζ	7.4	4
1 X α	8.2	7
1 X β	8.2	6
1 X γ	8.1	5
31	7.6	4
32	8.6	7

*) Es muss zunächst unentschieden bleiben, ob ein stärkerer Strom an und für sich einen schnelleren, ein schwächerer einen langsameren Rhythmus auslöst.

Bei mehreren Versuchen, die an ein und demselben Muskel vorgenommen wurden, ergab sich, dass der Umfang der beobachteten Schwankungen rasch abnahm. So hatten bspw. zwei kurz hintereinander vorgenommene Durchströmungen (1 X α u. β in der Tabelle) bei dem gleichen Muskel noch zu demselben Rhythmus Veranlassung gegeben, aber die Grösse der Schwankungen war bei der zweiten Durchströmung bereits deutlich vermindert. Eine gleiche Abnahme des Umfanges der Schwankungen konnte in den ebenfalls von ein und demselben Muskel kurz nacheinander gewonnenen Curven 31 und 32 Taf. VI (analysirt nur 31b Taf. XII) wahrgenommen werden.

Da bei den beschriebenen Versuchen sehr kräftige Ströme zur Verwendung kamen, erschien es wünschenswerth, Einwürfen begegnen zu können, die dahin zielten, jene Rhythmen seien vielleicht, durch elektrolytisch bedingte Stromesschwankungen des Reizstromes hervorgerufen. (Vergl. Anm. S. 383.) Es gelang nun, wenn auch bisher nur in wenigen Versuchen ganz ähnliche Rhythmen bei der Oeffnungserregung des längere Zeit durchströmten Muskels zu erhalten. In diesen Fällen war aber die directe Stromwirkung ausgeschlossen, und hier konnten die Rhythmen nur durch die secundären durch den Strom gesetzten Veränderungen der Muskelsubstanz bedingt sein.

Wie Biedermann bereits hervorgehoben hatte, ist eine kräftige Oeffnungserregung, insbesondere eine längere Oeffnungsdauercontraction viel schwerer zu erhalten als eine gleichstarke Schliessungswirkung. Man muss den Muskel lange Zeit durchströmen und kräftige Ströme anwenden, oder den Muskel durch Behandlung mit der Natronlösung empfindlicher machen. Unter solchen günstigen Bedingungen konnte Biedermann beobachten, wie eine anfangs gleichmässig ablaufende Dauercontraction in ihrem absteigenden Curvenzug mehr und mehr wellig wurde und sich in eine Reihe einzelner rhythmischer Zuckungen auflöste. Diese Rhythmen, wie sie namentlich im weiteren Verlauf der Curve von Biedermann beobachtet wurden, sind ebenso, wie die mechanischen Rhythmen bei der Schliessungsdauercontraction Grössen ganz anderer Ordnung als die beschriebenen rhythmischen elektrischen Wellen. Ausserdem wurden bisher die gleichmässigen rhythmischen Wellen von mir nur im Beginn der Contraction, al-

so noch innerhalb der sog. Schliessungs- oder Oeffnungszuckung*) beobachtet.

Als Beispiele der Oeffnungserregung sind die beiden Versuche 21 und 20 Taf. III (analysirt 21b u. 20b Taf. XI) wiedergegeben. Im Versuch 21 wurde der Muskel 5 Minuten lang mit 5 Daniell und 3 Grove durchströmt. Die Anode lag gegen die Muskelmitte zu, die Kathode am Beckenende. Die Ableitungselektroden lagen am unteren Theil des Muskels. Die Zwischenstrecke betrug 20 mm. Wie die Curve zeigt, tritt erst 11 Skalentheile (= 0.0088″) nach Oeffnung des Stromes eine Bewegung des Quecksilbermeniscus auf. Unter der Annahme des Ausgangs der Erregung von der Anode berechnet sich aus den angeführten Werthen eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 2,3 Meter. Wie man besonders an der analysirten Curve erkennt, nimmt der Umfang der Schwankungen in den drei ersten Perioden zu (— wurde nicht regelmässig beobachtet, vergl. 20b Taf. XI). Im Uebrigen aber ist die Aehnlichkeit mit den Rhythmen bei der Schliessung ziemlich gross, insbesondere mit den Schliessungserregungen bei schwächerem Strom (19 Taf. III, 26 Taf. V). Bei der geschilderten Oeffnungserregung fanden sich folgende Perioden (berechnet aus dem Abstand der positiven Maxima): 12.0, 10.4, 15.2, 12.0, 15.2, 15.2, Mittelwerth 13.3 Tausendstel Secunden. Die Perioden waren also etwas länger, als bei den meisten kräftigen Schliessungserregungen. Bei einer schwächeren Schliessungserregung, wie im Versuch 19 Taf. III fand sich ein durchschnittlicher Rhythmus von 12.4 Tausendstel Secunden. Eine etwas schwächere Oeffnungserregung ist im Versuch 20 Taf. III wiedergegeben. Hier berechnet sich unter den gleichen Voraussetzungen, wie oben, die Leitungsgeschwindigkeit auf 2.1 m.

Die Abkühlung hatte auf die Form der bei der Querschnittsanlegung auftretenden Wellen (Vergl. 22—25 Taf. IV) einen gewaltigen Einfluss gezeigt. Waren die Vorgänge, welche bei der Durchströmung zu den rhythmischen Erregungen führten, gleicher Natur, so musste man erwarten, auch bei diesen letzteren durch Abkühlung dieselben Veränderungen zu erhalten. Diese Vermuthung

*) Die Schliessungszuckung ist nach BIEDERMANN grösser als die durch einen maximalen Inductionsschlag ausgelöste Zuckung, was zu der für den vorliegenden Fall wichtigen Annahme des genannten Forschers führte, dass die Schliessungs- und Oeffnungszuckung eine summirte Zuckung darstellt (s. u.).

Digitized by Google

bestätigte sich in vollem Maasse. In den Versuchen 27 und 29 Taf. V (analysirt Taf. XII 27b u. 29b) wurde der Muskel in einer feuchten Kammer auf $+0.25^{\circ}$ abgekühlt und dann der obere Beckentheil des Muskels mit 5 Daniell und 1 Grove absteigend durchströmt. Die hierdurch ausgelöste Schliessungserregung ist, wie die Abbildungen zeigen, eine ganz gewaltige. Entsprechend der starken Abkühlung ist zunächst die Leitungsgeschwindigkeit im Versuch 27 für die Zwischenstrecke von 14 mm berechnet auf 1,1 m gesunken. Rechnet man den Rhythmus nach den positiven Gipfeln, so finden sich für die ersten beiden Perioden 28 und 32 Tausendstel Secunden. . In Figur 28 ist, entsprechend der längeren Dauer der Abkühlung, die Leitungsgeschwindigkeit auf 0,9 m herabgegangen, und die beiden ersten Perioden betragen jetzt 54 und 42 Tausendstel Secunden!

Die absolute Grösse der entwickelten Actionsströme ist eine auffallend hohe und erreicht nahezu die grössten Werthe, welche Du Bois-Reymond für den Längsquerschnittsstrom beobachten konnte. Offenbar wird bei so niedriger Temperatur der constante Strom zu einem sehr wirksamen Reizmittel.

Einen weiteren Controlversuch führte ich auf Anregung von Herrn Professor Hering aus. An ein und demselben Muskel wurden bei den Versuchen 28 und 30 Taf. V (analysirt auf Taf. XII) die elektrischen Erscheinungen bei der Stromschliessung verzeichnet, und zwar wurde die eine Elektrode, welche mit dem Elektrometer verbunden war, nur 3 mm entfernt von der Kathode des Reizstromes an den Muskel angelegt, die andere Elektrode lag, 15 mm davon kniewärts entfernt, ebenfalls der Oberfläche des Muskels an. Im ersten Versuch war der Muskel ganz normal (Fig. 28), im zweiten Versuch befand er sich, ohne dass an den Elektroden etwas geändert war, in tiefer Aethernarkose (Fig. 30). Wie beide Curven zeigen, beginnt im Moment der Stromschliessung die Bewegung des Quecksilbermeniscus nach oben, wie sie durch den in den Capillarelektrometerkreis einbrechenden Stromzweig des Reizstromes bedingt ist. Während nun aber bei dem narkotisirten Muskel die Curve ganz so verläuft, als ob zwischen den beiden Elektroden von Anfang an nahezu dieselbe constante Potentialdifferenz herrscht, wird diese Curve am normalen Muskel, noch ehe 2 Skalentheile vorübergegangen sind, durch eine scharfe Senkung des Quecksilbers unterbrochen. Dasselbe bewegt sich

jetzt, wie die analysirte Curve (28b u. 30b Taf. XII) beweist, unter dem Antrieb zweier sich algebraisch summirender Kräfte: der Kräfte der wechselnden phasischen Actionsströme und der Kraft des durch den Muskel sich verzweigenden Theiles des Reizstromes. Die am normalen Muskel beobachteten Rhythmen (von positivem zu positivem Maximum gerechnet) betrugen: 11.2, 11.2, 12.0, 13.6.

Der Beginn der rhythmischen Schwankungen, bereits zwei Skalentheile nach dem Stromschluss sicher erkennbar, zeigt sehr deutlich, dass in diesem Fall die eine Elektrometerelektrode dem Ausgangspunkt der Wellen sehr nahe liegen muss. Wie erwähnt, betrug ja die Strecke zwischen Kathode und benachbarter Elektrometerelektrode nur 3 mm. Im Hinblick auf die oben bestimmten Zeiten zwischen Reizmoment und Beginn der Rhythmen bei langer Zwischenstrecke und der Reduction dieser Zeit im vorliegenden Versuch, ist es sicher, dass diese rhythmischen Erregungen von der Kathode ausgehen müssen.

Andererseits zeigt der Versuch aber auch, dass bei der Aethernarkose, also ohne jeden tieferen Eingriff die rhythmischen Wellen völlig wegfallen. Eine Erscheinung, wie sie ganz mit den Beobachtungen bei der Querschnittsanlegung am ätherisirten Muskel in Uebereinstimmung steht. Endlich ist aus dem Versuch zu ersehen, dass der den Capillarelektrometerkreis durchsetzende Zweig des Reizstromes am Aethermuskel wenigstens während der ganzen Schliessungszeit seine gleichmässige Höhe inne hält und keine rhythmischen Veränderungen erfährt. Daraus kann man schliessen, dass auch der Reizstrom selbst keine merkliche rhythmische Zu- oder Abnahme durch Elektrolyse u. s. w. erleidet. Hierdurch wird wenigstens für den vorliegenden Fall die zuletzt von SCHIFF[39]) geäusserte Vermuthung hinfällig, dass die Erregungen während des „Bestehens" des „constanten" Stromes durch Schwankungen desselben hervorgerufen werden.

Da nachgewiesen war, dass auch bei der constanten Durchströmung die periodischen Schwankungen der Potentialdifferenz von der Kathodenstelle ausgehen, so wird der beobachtete Rhythmus unabhängig sein müssen von dem Zustand der Ableitungsstellen. Nur die Form der Schwankungswellen wird sich mit dem

Abstand der Elektrometerelektroden, sowie dem Erregbarkeitszustand des Muskels an den betreffenden Stellen verändern müssen. Hierfür nur ein Beispiel.

In dem Doppelversuch 34 Taf. VI (analysirt 34b Taf. XII) blieben die Reizelektroden, sowie die der Kathode benachbarte Ableitungselektrode unverrückt liegen. Dagegen wurde in dem durch eine ausgezogene Linie wiedergegebenen Versuch (34b Taf. XII) die entferntere Ableitungselektrode an dem thermischen Querschnitt angelegt. In einem zweiten Versuch wurde die letztere Ableitungselektrode bis auf 7,5 mm an die feststehende, der Kathode näherliegende Ableitungselektrode herangerückt. In diesem durch die punktirte Linie wiedergegebenen Versuch handelte es sich also um eine Ableitung von zwei unverletzten Muskelstellen. Jetzt treten statt der einphasischen die doppelphasischen Schwankungen auf. Ein Vergleich beider Curven zeigt das erwartete Resultat: Veränderung der Curvenform mit Erhaltenbleiben des Rhythmus.

Kommen die rhythmischen Wellen, wie sie nach der Schliessung des constanten Stromes im Muskel erzeugt werden, in der Contractionscurve zum Ausdruck?

Wie aus der Beschreibung und aus der Abbildung der Versuche hervorgeht, nehmen die rhythmischen elektrischen Schwankungen sehr bald an Grösse ab und verschwinden bereits $^1/_{10}$ Secunde nach Stromschluss oft schon vollständig. Ob bei den bisher benutzten Reizmitteln die Rhythmen immer so rasch verschwinden, wage ich nicht zu entscheiden. Ist längere Zeit nach der Schliessung des Stromes verstrichen, so bleibt, wenn auch keine Rhythmen mehr zu erkennen sind, eine deutliche constante Abnahme des Längsquerschnittsstromes bestehen. Ob und inwieweit das Schwinden der Rhythmen bei einem Theil der Muskelfasern durch einen allmähligen Wechsel in der Periodik veranlasst ist, muss hier unerörtert bleiben. Zunächst konnte nur festgestellt werden, dass die Rhythmen, wie sie der Gesammtmuskel zeigt, in den ersten Theil der Schliessungs„zuckung" fallen, wenn sich bei den betreffenden Versuchen eine solche von dem weiteren Verlauf der Dauercontraction, — deren Verfolgung hier nicht möglich war —, abtrennen liess.

Für die Wirkung der Erregungswellen auf den mechanischen Reizerfolg erscheint die bereits oben erwähnte Angabe Biedermann's[4]) (l. c. S. 18) von besonderem Interesse. Bei dem Ver-

gleich der Grösse der Zuckung eines Muskels bei Reizung mit einem maximalen Inductionsschlag und andererseits bei Reizung des Muskels durch Schliessung eines constanten Stromes, fand der genannte Forscher, dass die „Zuckung" bei Reizung des Muskels mit dem constanten Strom stets grösser war, als die Zuckung bei der Reizung mit dem maximalen Inductionsschlag. Auf Grund dieser Thatsache sprach BIEDERMANN die Vermuthung aus, dass die Schliessungszuckung eigentlich als ein kurzer Tetanus aufzufassen wäre. In den oben beschriebenen Rhythmen findet diese Anschauung eine weitere Stütze.

Wenngleich Inductionsströme, welche die gleiche Frequenz wie die beschriebenen elektrischen Wellen besitzen, bei graphischer Verzeichnung der Contractionscurve am Froschmuskel einen glatten Tetanus ohne jede Andeutung von Wellen ergeben, so war damit noch nicht gesagt, dass Erregungswellen anderer Herkunft, aber von gleichem Rhythmus ebenfalls mit empfindlichen mechanischen Mitteln nicht mehr erkennbar sind.*) Um also die Frage zu entscheiden, ob die bei der Schliessungs„zuckung" auftretenden rhythmischen Erregungswellen in der Verkürzungscurve sich einzeln andeuten, wurde eine Reihe von Reizversuchen mit gleichzeitiger graphischer Verzeichnung unternommen. Da es auf sehr geringe Veränderungen des Zuckungsablaufes ankam, bediente ich mich einer möglichst empfindlichen, optischen Verzeichnung. Aehnlich wie BERNSTEIN[31]) benutzte auch ich die Bewegung eines Spiegelchens und die dadurch bedingte Veränderung des Verlaufes eines in diesem reflectirten Lichtbündels. Statt der Dickencurve verzeichnete ich aber nahezu isometrische Contractionen des Muskels, die durch grosse Verlängerung des optischen Schreibhebels hinreichend gross ausfielen. Die untere Sehne des Musculus sartorius griff bei dieser Anordnung an das freie Ende eines sehr leichten einarmigen Hebels von 1 ctm Länge an, welcher auf einem Stahldraht festsass und bei der Bewegung diesen torquirte. Der Stahldraht war, wie in Fig. 2 u. 4 Taf. IX bei *G* zu ersehen ist, beiderseits in zwei Metallbacken eingeschraubt, die durch einen

*) Ich habe es nicht unterlassen, die beschriebenen rhythmischen elektrischen Erscheinungen mit dem Verlauf der Actionsströme zu vergleichen, wie sie bei etwa ebenso frequenter Reizung des Muskels mit Inductionsschlägen auftreten. Im letzteren Falle erscheinen die einzelnen Stromesschwankungen steiler und kürzer.

Digitized by Google

Schraubentrieb in einem Schlitten der Grundplatte verschoben werden konnten. Ausserdem trug das Hebelchen als Spiegel ein kleines Stück versilberten Deckglases. Diese kleine Einrichtung konnte auf dem Muskelspannbrett, wie in Fig. 2 u. 4 Taf. IX *G*, aufgeschraubt werden. Der im Uebrigen ganz in derselben Weise befestigte Muskel wurde nur anstatt mit dem Spannwirbel W_2 mit dem Häkchen des Hebelchens verbunden, und die Einrichtung war zum Gebrauch fertig. Vor jedem Versuch wurde der Muskel so weit gespannt, dass der Hebel eine an der Ablenkung des Lichtstrahles gerade erkennbare Drehung erfuhr.

Von den Versuchen habe ich nur drei wiedergegeben. In allen Fällen zeigte sich, dass der Contractionsverlauf ein ganz gleichmässiger war, während kräftige rhythmische elektrische Schwankungen durch den Muskel abliefen. In den Versuchen 31 und 32 Taf. VI stellt die helle, von einer horizontalen Abscisse sich abhebende Curve den ungefähren Verlauf der Spannungszunahme dar. In Figur 31 hebt sich die Contractionscurve 7 Skalentheile nach der Reizung von der Abscisse ab, fast gleichzeitig mit dem Beginn der einphasischen Schwankung. Das späte Auftreten des Actionsstromes rührt davon her, dass der letztere von einem 21 mm von der Kathode entfernten Längsschnittspunkte abgeleitet wurde. In der analysirten Curve von 31 ist die Spannungszunahme in Form einer punktirten Linie wiedergegeben (31 b Taf. XII).

Die beiden Curven zeigen zur Genüge, dass, wie es bei den Inductionsströmen gleicher Frequenz der Fall ist, die einzelnen rasch folgenden Actionsströme sich im Verlauf der Contractionscurven nicht bemerklich machen. Ob immerhin kleinste mechanische Stösse auftreten, ist nicht ausgeschlossen. Einen Versuch, bei der Durchströmung eines Muskels mit dem constanten Strom einen entsprechenden Muskelton wahrzunehmen, habe ich bisher noch nicht ausführen können.

Dass die Dauercontraction nicht immer an das Vorhandensein deutlich wahrnehmbarer elektrischer Rhythmen geknüpft ist, zeigt der mit der gleichen Methode unternommene Versuch 35 Taf. VI. Der verwendete Muskel war längere Zeit vor dem Versuch präparirt worden und gab nach einer ersten deutlichen Anfangsschwankung nur eine dauernde gleichmässige Verminderung des Längsquerschnittsstromes wie die Figur zeigt. Trotzdem tritt, nach der

Spannungscurve zu urtheilen, eine mässig starke Contraction auf, welche erst nach etwa 0.09″ das Spannungsmaximum zu erreichen scheint. Kleinere Wellen im obersten Theil der letzten Curve sind durch mechanische Erschütterungen bedingt, wie sie sich bei der complicirten Versuchsanordnung nicht immer vermeiden liessen. Bei dem Vergleich der zuletzt beschriebenen Curven mit den zuvor vom frischen Muskel verzeichneten möchte ich an das schon mehrfach beobachtete Verhalten erinnern: Eine starke Schliessungscontraction ist von rhythmischen elektrischen Wellen begleitet, eine schwächere, wie sie vom stärker geschädigten Muskel erhalten wird, lässt nach einer deutlichen Anfangsschwankung nur eine gleichmässige Abnahme des Demarcationsstromes erkennen. Um das als Regel aufzustellen, fehlt es mir an der hinreichenden Zahl vergleichender Versuche.

IV. Die elektrischen Erscheinungen bei dem Schliessungstetanus infolge von Reizung des Nerven mit dem constanten Strom.

Die Frage nach der Beschaffenheit des Erregungsvorganges im Muskel, wenn derselbe vom Nerven aus durch einen constanten Strom in eine Dauererregung versetzt wird, ist in zahlreichen Untersuchungen bereits erörtert worden. Die Stetigkeit der Zusammenziehung im Schliessungstetanus, wie ihn das Präparat eines guten Kaltfrosches zeigt, führte zu der Vermuthung, dass auch der Vorgang im Muskel ein ähnlicher wäre, wie bei dem äusserlich ebenfalls sehr gleichmässig verlaufenden Tetanus, den das Centralnervensystem auslöst. HERING[32]) weist in seiner mit FRIEDRICH unternommenen Untersuchung über den Schliessungstetanus auf die verschiedenen Wege hin, auf denen die Erregung durch ihre Folgeerscheinungen studirt werden kann und benutzt zum Studium des Schliessungstetanus die secundäre Erregung des Nervmuskelpräparates. Der glatte Schliessungstetanus lieferte nur eine Anfangs- und im günstigten Falle eine Endzuckung des secundären Präparates. Bei der Besprechung der Ergebnisse hebt er aber hervor, dass man deswegen etwa nicht zu dem Schluss berechtigt ist, der „tetanische Muskel" befände sich nicht in einem oscillatorischen Zustande. Hier käme einmal die Möglichkeit

Digitized by Google

in Betracht, dass die Fasern sich nicht alle in isochroner Erregung befinden, und dass andererseits die Form der Actionsströme für eine Erregung des secundären Präparates vielleicht eine ungünstige ist.

Später stellte v. Frey[8]) mit anderen Hülfsmitteln, und zwar ebenfalls an den elektrischen Erscheinungen eine Discontinuität der Erregungsvorgänge im Schliessungstetanus fest. Durch directe Beobachtungen am Capillarelektrometer konnte er etwa 10—15 Oscillationen des Meniscus in einer Secunde beobachten, und bei Ableitung der Actionsströme zum Telephon hörte er in diesem ein knatterndes Geräusch.

Bereits 1895 sah nun Burdon-Sanderson, dass beim Schliessungstetanus vom Nerven aus, wie auch beim Kochsalztetanus die Abnahme des Demarcationsstromes des Muskels nicht von vornherein ganz gleichmässig verläuft, sondern, dass im Beginn der Schwankung die Curve einen schwach welligen Verlauf aufweist. Er sagt Bezug nehmend auf die Versuche mit Nervenreizung: „Bei allen Versuchen, wo die Erregung continuirlich sein sollte, zeigen sich anfangs Oscillationen, die in dauernde Negativität übergehen." Auch giebt er hier der Anschauung kurz Ausdruck, diese Erscheinung wäre unter Bedingungen zu beobachten, wo nicht der Reizmodus, sondern nur die Beschaffenheit der irritabelen Substanz zur Discontinuität Anlass geben kann. In dem jüngst erschienenen Handbuch von Schäfer theilt Burdon-Sanderson[9]) eine Abbildung vom Schliessungstetanus (vom Nerven aus) mit, bei der in der Capillarelektrometercurve zum Beginn der dauernden negativen Schwankung eine grosse Reihe von Wellen hervortreten. Er selbst giebt über die Dauer derselben hier keine Zahlenwerthe an, doch lässt sich nach der Abbildung für die drei ersten Wellen ein Rhythmus von etwa 0.010″ berechnen. An gleicher Stelle giebt er auch vom Strychnintetanus eine Curve wieder. Dieselbe zeigt Schwankungen von $^{8}/_{100}$—$^{12}/_{100}$ Secunden Dauer; jede dieser grossen Schwankungen besitzt aber keinen glatten Verlauf, sondern verräth durch eine feine Zähnelung ihre Zusammensetzung aus einer grösseren Zahl kurzer Wellen. Die durchschnittliche Dauer einer jeden berechnet sich auf etwa 0.009″.

Derselbe Forscher macht an anderer Stelle darauf aufmerksam, dass die Oscillationen vielleicht jenem Organrhythmus entsprächen, wie ihn Gotch und Burch[33]) am elektrischen Organ des Malap-

terurus erhalten hatten.*) Weiter lässt sich BURDON-SANDERSON auf die beschriebenen Oscillationen nicht ein und bemerkt nur, sie bedürften einer genaueren Durchforschung.

In Rücksicht auf die im Muskel entstandenen rhythmischen Erregungen, wie sie bei der Querschnittsanlegung und bei der Durchströmung des Muskels mit dem constanten Strom auftraten, erschien es von hohem Interesse zu untersuchen, ob Rhythmen genau derselben Art auch dann im Muskel erzeugt wurden, wenn, wie beim Schliessungstetanus der Nerv erregt wurde, und erst der Erregungsvorgang des Nerven den Reiz für den Muskel lieferte. In der That sprachen bereits hierfür die von dem englischen Forscher beobachteten Oscillationen.

Die Anordnung der Versuche war die gleiche, wie bei meinen früheren Experimenten, mit dem Unterschied, dass ein Abschnitt des Nervus ischiadicus mit einem constanten Strom von 1 Daniell in absteigender Richtung durchsetzt wurde, und die Ableitung des Demarcationsstromes am Musculus Gastrocnemius vorgenommen wurde. Die ersten Versuche machte ich am Nervmuskelpräparat eines Teichfrosches, welcher nicht lange genug in der Kälte verweilt hatte. Das Präparat lieferte nur einen sehr unvollkommenen Schliessungstetanus. Doch bereits hier tritt, wie Fig. 41 Taf. VII zeigt, im Verlauf einer gedehnten negativen Schwankung, die Andeutung einer Reihe von Wellen auf. Bei einem anderen Nervmuskelpräparat, welches überhaupt nicht zum Tetanus neigte, wurde unter denselben Versuchsbedingungen, bei Reizung vom Nerven aus, eine einfache kurze Schliessungszuckung erhalten, wie sie in Fig. 33 Taf. VI zum Vergleich der ersteren Curve wiedergegeben wurde.

Wird dagegen zum Versuch ein guter Kaltfrosch verwendet, wie in Fig. 39 Taf. VII, so treten im Beginn des Schliessungs-

*) Ich selbst[34]) konnte an der Torpedo mit dem Capillarelektrometer die Curve eines reflectorischen Schlages verzeichnen. Dieselbe bestand aus 5 Einzelschwankungen, die sich in Intervallen von 12, 10, 8, 12, 12 Tausendstel Secunden einander folgten. Ich glaubte dieselben auf mehrfache vom Centrum kommende Erregungen beziehen zu müssen. GOTCH und BURCH sahen die Schläge beim Malapterurus auf Grund von Beobachtungen am isolirten Nerv-Organpräparat als die Kennzeichen eines Organrhythmus an und geben als Intervall 0.006″. Ob die bei so verschiedenartigen Gebilden beobachteten, der Zeit nach recht gleichartigen Rhythmen im Grunde auf dieselben Ursachen zurückgehen, dafür fehlt bisher noch jeder Anhalt.

tetanus Oscillationen auf, welche ganz den Stromschwankungen bei der directen Muskelreizung entsprechen. Die drei ersten Oscillationen im Versuch 39 folgen sich in Zwischenräumen von 0.0074″. Bei einem anderen, hier nicht abgebildeten Versuch ergab sich aus 4 Oscillationen der Mittelwerth 0.0068.″

Es erschien nun im Hinblick auf die oben erwähnten Versuche früherer Forscher, die Frage nach einer Discontinuität des Schliessungstetanus zu entscheiden, von Interesse, festzustellen, ob derartige Perioden während einer längeren Zeit im Schliessungstetanus auftreten, und ob andererseits, während jener Vorgänge der mechanische Reizerfolg keine Discontinuitäten aufweist. In zwei hier mitgetheilten Versuchen 38 und 40 Taf. VII, wurde zunächst ohne graphische Verzeichnung der Contraction ein Schliessungstetanus bei langsamer Bewegung der photographischen Platte aufgenommen. Die Zeit ist hier am oberen Rand der Platte durch den Fünftel-Secunden schreibenden Hebel markirt und ausserdem giebt der Episkotister eine äusserst zarte, der oben beschriebenen gleichwerthige Theilung. (Längs-Querschnittsableitung am M. Gastrocnemius.)

Wider Erwarten zeigte es sich, dass ziemlich lange vom Beginn des Tetanus an zahllose kleine Zacken in ziemlich regelmässiger Folge bestehen blieben. Im Versuch 40 Taf. VII wurden bspw. innerhalb der ersten 0.126 Secunden 17 kleinere Zacken gezählt, jede Welle entspricht also wiederum 0.008″. Auch in dem Versuch 38 setzt sich die Curve aus zahllosen kleinen Zacken zusammen, deren Rhythmus von der gleichen Ordnung ist, wie in den soeben beschriebenen Curven. Dass auf den ersten Blick die Frequenz höher erscheint, wie in 40, ist durch die langsamere Plattenbewegung bedingt. Ausserdem treten hier, anfangs in gleichmässigen Intervallen, grössere periodische Ab- und Zunahmen des Längsquerschnittsstromes auf. Es finden sich in den ersten 1.6″ 7 grosse Perioden, darnach berechnet sich eine solche Periode auf 0.23″. Die mit einem leichten isotonischen Schreibhebel mit 3facher Vergrösserung und 8.6 gr. Belastung aufgenommenen Curven 36 und 37 Taf. VII zeigen, dass der Ablauf der mit dem Schreibhebel verzeichneten Curve der Schliessungscontraction ein ganz gleichmässiger sein kann, während zahllose elektrische Oscillationen durch den Muskel hindurchgehen.

Während des vom Nerven aus herbeigeführten Schliessungstetanus, traten dieselben rhythmischen Vorgänge im Muskel auf, wie sie bei einer directen Einwirkung auf den Muskel erhalten wurden. Dieser Befund ist deshalb bemerkenswerth, weil eine derartige Reizung des Muskels vom Nerven aus eine viel natürlichere Einwirkung darstellt, als die mechanische oder elektrische Reizung des Muskels selbst. Die Rhythmen blieben, — ob in Folge der günstigeren Reizungsart, mag dahin gestellt sein, — viel länger während des Stromschlusses bestehen.

Während der langen Dauer des vom Nerven ausgelösten Schliessungstetanus waren die einzelnen rhythmischen Wellen im weiteren Curvenverlauf nie gleich hoch. Man gewinnt bei Betrachtung der Curven den Eindruck, als ob die Grösse der Schwankungen einem ziemlich unregelmässigen Wechsel unterliegt. Derselbe würde sich leicht durch folgende Annahme erklären: Je nach dem Zustand der verschiedenen Fasern, werden die Perioden, in denen dieselben auf den vom Nerven eintreffenden Reiz antworten, nie ganz gleich sein.*) Da es sich in diesen Versuchen um eine Längsquerschnittsableitung handelte, so wäre sogar der Fall denkbar, dass trotz einer periodischen Thätigkeit sämmtlicher Fasern nur eine gleichmässige,- andauernde negative Schwankung des Demarcationsstromes zur Beobachtung käme. Dieses würde aber nur dann erfolgen, wenn für längere Zeit unter der Ableitungselektrode die elektromotorische Gesammtwirkung sämmtlicher Fasern sich constant hielte, wenn also bspw. in einem Querschnitt, den man sich durch den Muskel gelegt denken kann, jederzeit ebensoviele Fasern in einem Zustand der schwächsten, der stärksten oder irgend einer mittleren Negativität sich befänden. In jedem anderen Fall käme wechselnde Zu- und Abnahme der Negativität an der Ableitungsstelle zur Beobachtung. Besitzt endlich der grössere Theil der Fasern eine mittlere Rhythmik, der Rest dagegen eine langsamere oder schnellere, so werden die Perioden denen der Fasernehrzahl entsprechen. Die Perioden der

*) Es wird angenommen, dass bei Schliessung des constanten Stromes zunächst alle Fasern nahezu gleichzeitig vom Nerven aus in Erregung versetzt werden. Hierfür spricht die Reizung vom Nerven aus mit dem constanten Strom in Fig. 33 Taf. VI am Präparat eines Warmfrosches. Die scharf markirte kurze Einzelschwankung beweist, dass der zeitliche Unterschied zwischen der Reaction der einzelnen Fasern nur gering sein kann.

übrigen Fasern kommen dadurch zur Geltung, dass in gewissen Zwischenräumen eine Verstärkung der von der Fasermehrzahl gelieferten negativen Schwankungen auftritt. Diese letztere Annahme dürfte hier zutreffen und man erhielte durch eine derartige Summation die beschriebenen grösseren periodischen Zunahmen und Abnahmen des Demarcationsstromes. Diese grossen Oscillationen erinnern an die rhythmischen Schwankungen, welche v. Frey ohne graphische Verzeichnung am Capillarelektrometer wahrnehmen konnte. Allerdings schätzt dieser Forscher die Zahl derselben auf 10—15 in 1″.

Die Unwirksamkeit des Schliessungstetanus auf ein zweites Präparat steht mit der oscillatorischen Natur des Schliessungstetanus, wie auch schon Hering und Friedrich[32]) betonten, nicht in Widerspruch, da für eine secundäre Wirksamkeit ausser der Discontinuität auch eine bestimmte Steilheit der elektrischen Veränderung im Muskel nothwendig sein wird.

Ueberblick über die Ergebnisse.

Unter Benutzung eines rasch reagirenden Capillarelektrometers und einer Reihe für den besonderen Zweck construirter Apparate gelang es, der Hauptsache nach bei drei sehr verschiedenen Reizungsarten des Muskels, in demselben rhythmische elektrische Vorgänge zu beobachten:

Bei der Querschnittsanlegung, bei der Durchströmung eines Theiles des Muskels mit dem constanten Strom, und bei der unbekannten physiologischen Einwirkung des Nerven auf den Muskel, wie sie der von einem Strom durchflossene Nerv eines Kaltfrosches im Schliessungtetanus entwickelt.

Da trotz der Verschiedenartigkeit der Reizmittel doch dieselbe rhythmische Folge der elektrischen Vorgänge im Muskel auftrat, so war schon hierdurch die Wahrscheinlichkeit gross, dass der erregbaren Substanz des Muskels selbst jene Fähigkeit innewohne, mit periodischen Reihen von Erregungen zu antworten. Der Nachweis, dass es sich wirklich um Erregungen und nicht nur um elektrische Erscheinungen handelte, ist direct durch graphische Verzeichnung der Contraction, abgesehen von einzelnen im Text

erwähnten Versuchen, nicht erbracht worden; aber nach den Ergebnissen anderer Forscher, sowie nach den in der Arbeit vorgenommenen ausführlichen Vergleichungen der phasischen Actionsströme mit den beschriebenen rhythmischen elektrischen Vorgängen wird es höchst wahrscheinlich, dass die beschriebenen elektrischen Erscheinungen mit einer Erregung des Muskels einhergehen.

Zum Zweck dieser Vergleichung wurden die phasischen Actionsströme am Muskel unter denselben Bedingungen untersucht, unter denen die rhythmischen Erscheinungen beobachtet worden waren, namentlich aber in Hinsicht auf die elektrischen Erscheinungen, wie sie bei der Querschnittsanlegung auftraten: Durch einen hierfür construirten Contactapparat gelang es, die Ableitung zum Elektrometer von der Reizstelle im Muskel selbst vorzunehmen, also an der Reizstelle selbst den elektrischen Vorgang bei der Erregung zu beobachten.

Von den Ergebnissen dieses Theiles sei hier nur auf die auffallende Veränderung der Actionsströme hingewiesen, wie sie bei sehr niedrigen Temperaturen auftritt. Bisher war das Verhalten der Actionsströme nur bis auf ca. + 6° genauer verfolgt worden, und bei dieser Temperatur trat bereits eine ausgesprochene Verlängerung im Ablauf des elektrischen Geschehens auf. Viel auffallender veränderten sich aber die Actionsströme bei stärkerer Abkühlung des Muskels bis auf Null Grad und darunter.

Bis gegen Null Grad, der Temperatur des relativen mechanischen Maximums GAD's und HEYMANN's bleiben die elektromotorischen Kräfte der Actionsströme noch sehr hoch und nur der zeitliche Verlauf derselben ist wesentlich verzögert. Unter 0° nehmen die elektromotorischen Kräfte rasch ab und die Entwickelung des Actionsstromes ist so verlangsamt, dass man an der Reizstelle sogar eine scheinbare elektrische Latenz zu Gesicht bekommt. In gleichem Sinn und ähnlichem Ausmaass verändert sich auch bei der Abkühlung die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der elektrischen Vorgänge im Muskel.

Die Querschnittsanlegung wurde mit einem besonders hierfür construirten Apparat vorgenommen, der es zugleich möglich machte, neben den elektrischen Vorgängen optisch den Augenblick

der Verletzung genau zu verzeichnen. Die von Hermann seiner Zeit beobachtete allmählige Entwicklung des Demarcationsstromes konnte in vollem Maasse bestätigt werden. Lag die eine Elektrode der Querschnittsstelle, die andere einem zuvor thermisch abgetödteten Theile des Muskels an, so trat, wie nach Hermann's Untersuchung zu erwarten war, in Folge der allmählich sich entwickelnden Negativität des Querschnittes (in 2—3 Tausendstel Secunden) eine entsprechend langsam einsetzende Abnahme des vorhandenen Demarcationsstromes auf. Der Beginn der Abnahme macht sich bereits am Ende der höchstens 0.0008″ dauernden Durchschneidung bemerklich. Die Negativität der Durchschneidungsstelle gegenüber ruhender Muskelsubstanz, blieb aber nicht in gleicher Stärke bestehen, sondern erfuhr in sehr gleichmässiger Folge nach je 0.009″ eine rasch einsetzende Zunahme, die sich dann während jeder sochen Periode nahezu zurückbildete.

Derartige rhythmische Schwankungen wurden nun auch beobachtet, wenn beide Elektroden vor der Durchschneidung an unverletzten Muskelstellen lagen. Wird der Querschnitt nun an einer derselben angelegt, so wird diese bald negativ gegen die entferntere Muskelstelle. Kurze Zeit darauf ist die entferntere stärker negativ als die am Querschnitt selbst gelegene. Nach 0.009″ kehrt sich das Verhältniss wieder um und die Querschnittsstelle wird wieder stärker negativ u. s. f. Dieser Vorgang spielt sich 5—6 Mal oder noch öfter am durchschnittenen Muskel ab. Man erhält, wie aus der Beschreibung hervorgeht, eine Reihe doppelphasischer Actionsströme. Dieselben, anfangs am kräftigsten, nehmen bei jeder neuen Welle an Stärke ab. Hierbei bleiben die Zwischenzeiten nahezu constant oder verlängern sich nur wenig. Diejenigen Phasen, welche einer stärkeren Negativität des Querschnittes entsprechen, sind wesentlich höher als die entgegengesetzten. Man kann die so erhaltenen Curven der elektromotorischen Kräfte am besten mit Schwingungscurven einer einmal aus ihrer Gleichgewichtslage gebrachten Saite vergleichen, wenn dieselbe in einem Medium mit starker Reibung schwingen würde.

Diese, schon auf den ersten Blick den doppelphasischen Actionsströmen sehr ähnlichen Erscheinungen, zeigten, wie mehrfache Prüfungen ergaben, folgendes Verhalten: Sie gingen von

der Verletzungsstelle selbst aus, gewissermaassen in Form einer Reizwelle, um sich durch den Muskel mit derselben Geschwindigkeit fortzupflanzen, die für die Erregungswelle ermittelt worden ist. Der Rhythmus blieb, wie zu erwarten war, derselbe, wo auch die beiden Elektroden dem Muskel anlagen. Die Lage der Elektroden war nur maassgebend für die Form der Curven.

Die Abkühlung, wie sie auf den Verlauf der Actionsströme von so tiefgreifendem Einfluss war, trat auch bei den rhythmischen elektrischen Erscheinungen in ganz gleicher Weise hervor: Verlangsamung des Rhythmus und der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des elektrischen Vorganges bei der Abkühlung. Die Uebereinstimmung der beschriebenen elektrischen Erscheinungen mit denen der Erregung äusserte sich auch darin, dass bei einem in der Aethernarkose befindlichen Muskel mit der Erregbarkeit gleichzeitig die rhythmischen Wellen bei der Querschnittsanlegung verschwanden. Der auch hier entstehende Demarcationsstrom brauchte, wie es beim normalen erregbaren Muskel zu beobachten war, Zeit zu seiner Entwicklung.

Von den zahlreichen Ursachen, welche bei der Querschnittsanlegung zu rhythmischen Vorgängen Anlass geben konnten, erschien auf Grund einer Reihe von Beobachtungen über die Wirksamkeit des constanten Stromes, die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass der Demarcationsstrom selbst, während seines constanten gleichmässigen Bestehens eine rhythmische Erregung herbeiführte. Es wurde daher versucht, gewissermaassen künstlich einen Längsquerschnittsstrom ohne Verletzung des Muskels zu erzeugen, d. h. es wurde eine Muskelstrecke von einem bestimmten Zeitpunkt an von einem constanten Strom durchsetzt. Auch bei diesen Versuchen traten regelmässig bei frischen Muskeln und hinreichend starkem Strome die beschriebenen rhythmischen Vorgänge ein. Der Umstand, dass der constante Strom die gleichen Erscheinungen erzeugt, wie sie bei der Querschnittsanlegung erhalten wurden, beweist aber nicht, dass im letzteren Fall der Längsquerschnittsstrom der Anlass für dieselben sein musste, nur dass er die Ursache dafür sein kann.

Alle oben bei der Querschnittsanlegung eingeschlagenen Wege, die zu der Ueberzeugung führten, dass die rhythmischen Vor-

gänge Actionsströme darstellten, wurden auch hier bei den Versuchen mit dem constanten Strom benutzt. Insbesondere zeigte die hier noch weiter getriebene Abkühlung eine ganz ausserordentliche Verlangsamung des inneren Geschehens. Der Nachweis, dass die Rhythmen von der Kathode ausgingen und sich mit der Geschwindigkeit der Erregungswelle durch den Muskel fortpflanzten, wurde auch hier durch zahlreiche Versuche erbracht.

Folgender Versuch lieferte einen besonders zwingenden Beweis für den muskulären Ursprung der Rhythmen: Geht man mit der einen Ableitungselektrode sehr nahe an die Kathode des constanten Stromes heran, so erhält man neben den rhythmischen Wellen einen constanten Stromzweig des Reizstromes in dem ableitenden Bogen. Narkotisirt man nun den Nerven hinreichend tief, so fallen die rhythmischen Erscheinungen gänzlich weg, und man erhält, von der Schliessung des Stromes an, einen ganz constant bleibenden Stromzweig, der keine Spur von oscillatorischen Veränderungen erkennen lässt. Es ist dieses ein Beweis dafür, dass nicht rhythmische Schwankungen des Reizstromes die periodischen Actionsströme veranlassen.

Die einzelnen Erregungswellen kommen selbst bei einer sehr empfindlichen Verzeichnung in den Contractionscurven nicht zum Ausdruck. Es entspricht dies dem Verhalten des Muskels bei Reizung mit etwa ebenso frequenten Inductionsströmen.

In einigen Versuchen wurde auch nach Oeffnung des constanten Stromes eine Reihe rhythmischer elektrischer Wellen beobachtet, welche in dem gleichen Takt nur weniger regelmässig der Fortpflanzungsgeschwindigkeit nach von der Anode aus durch den Muskel hindurchgingen. In diesem Falle liessen sich die Rhythmen von der rhythmischen Beschaffenheit des Reizmittels unter keinen Umständen herleiten.

Waren die geschilderten Vorgänge bei der Querschnittsanlegung und bei der Einwirkung des constanten Stromes auf den Muskel nur für kurze Zeit nach Beginn der Einwirkung zu beobachten, so gelang es beim Schliessungstetanus vom Nerven aus, einer physiologischen Reizung des Muskels, weit länger, bis über eine Secunde, periodische Schwankungen des Demarcationsstromes zu erhalten, die der Zeit nach auffallend den oben beschriebenen glichen. Ob dieses günstigere Resultat einem Weg-

fall gewisser Schädigungen zu verdanken ist, welche die directe Muskelreizung mit sich bringt, oder ob die noch unbekannte natürliche Reizung durch ihre andere Form, über die wir noch nichts wissen*), mit mehr Erfolg einwirkt, muss dahin gestellt bleiben. Auch hier kommen in den Contractionscurven bei den gewöhnlichen mechanischen Verzeichnungen die einzelnen rhythmischen Erregungen nicht zum Ausdruck.

Die verschiedenartigsten Reize: Mechanische Reizung, der constante Strom und die physiologische vom Nervenstamm kommende Erregung erzeugen in dem Muskel die gleichen rhythmischen elektrischen Vorgänge. Es kann demnach kein Zweifel mehr bestehen, dass auch der quergestreiften Skelettmuskulatur die Fähigkeit inne wohnt, auf verschiedenartige, nicht nothwendig discontinuirliche Einwirkungen mit chemischen Processen zu antworten, die einen ganz bestimmten Rhythmus besitzen. Für eine mittlere Temperatur bleibt der Rhythmus bei den verschiedenen Präparaten in ziemlich engen Grenzen gleich gross, ändert sich aber bei der Abkühlung in ganz derselben Weise, wie man es bei dem Erregungsvorgang beobachten kann.

Den geschilderten Erscheinungen ähnlich sind die viel langsamer verlaufenden rhythmischen Vorgänge an anderen muskulösen Gebilden. Am quergestreiften Muskel selbst hatte BIEDERMANN rhythmische Vorgänge beobachtet insbesondere bei der Durchströmung des Muskels mit dem constanten Strom und bei chemischer Reizung. Dass die hierbei auftretenden mechanischen Oscillationen in den meisten Fällen als Grössen anderer Ordnung anzusehen waren, wurde schon oben erörtert.

Im Hinblick auf die nervösen Centralorgane lässt HERMANN[38]) für die Nerven die Möglichkeit offen, dass constante Einwirkungen im Nerven discontinuirliche Vorgänge auslösen könnten. Die Beobachtungen ENGELMANN's am Ureter und die zahlreichen Beobachtungen am Herzmuskel über die Einwirkung des constanten Stromes, die Ergebnisse der Untersuchungen HERING's und BIEDER-

*) Wie aus der jüngst erschienenen vorläufigen Mittheilung BORUTTAU's[35]) zu ersehen ist, hat dieser Forscher die beim Schliessungstetanus im Nerven auftretenden elektrischen Erscheinungen eingehend studirt. Wie der Verlauf derselben sich im Einzelnen gestaltet, soll von ihm in einer ausführlichen Mittheilung dargelegt werden.

Digitized by Google

mann's an der quergestreiften Skelettmuskulatur, wie auch die oben mitgetheilten Thatsachen führen zu der Vermuthung, dass die Fähigkeit auf den constanten Strom mit rhythmischen Erregungen zu antworten unter den reizbaren Gebilden viel weiter verbreitet ist, als man bisher angenommen hatte.

Wie man sich bei einem bestehenden constanten Strom die Entwicklung der rhythmischen Erregungen vorstellen kann, in Hinblick auf den Stoffwechsel der lebenden Substanz, darüber äussert sich Biedermann in seiner Elektrophysiologie folgendermaassen*): „Der constante Strom löst einmal bei Schliessung eine von der Kathode ausgehende Reizwelle aus. Zugleich versetzt er die kathodische Stelle in eine schwache locale Dauererregung. Während des Stromschlusses würden von hier Reizwellen nur ausgelöst werden, wenn während des Fortbestehens der stetig wirkenden Reizursache eine Wiederherstellung des ursprünglich vorhandenen Zustandes der erregbaren leitungsfähigen Substanz möglich ist. Mit anderen Worten: An der Reizstelle wird bei Stromschluss zunächst ein steiler dissimilatorischer Vorgang in der erregbaren Substanz einsetzen, der sich in der Form der Reizwelle über den Muskel fortpflanzt. Ausserdem bleibt während der ganzen Dauer des Stromschlusses ein schwacher dissimilatorischer Vorgang an der Kathode bestehen." Soweit Biedermann. Soll es hier zur Bildung neuer Reizwellen kommen, so müsste die unterwerthige Substanz durch stärkere Assimilation wieder eine höhere Werthigkeit erreichen. Sobald durch eine solche aufsteigende Veränderung eine gewisse Schwelle der Werthigkeit überschritten ist, wird der bereits daneben fortbestehende, durch den constanten Strom unterhaltene, schwache, continuirliche, dissimilatorische Vorgang oder der constante Strom direct, eine starke Dissimilation auslösen, d. h. die Entstehung einer zweiten Reizwelle veranlassen.

In diesem Sinne lässt sich die Zwischenzeit zwischen den einzelnen Erregungswellen, wie sie am Muskel beobachtet wurden, als diejenige Zeit auffassen, welche für die lebende Substanz des Muskels erforderlich ist, um nach einer stärkeren Dissimilation

*) Der Kürze halber wurden die Ausführungen nur theilweise wörtlich wiedergegeben.

durch zunehmende Assimilation eine höhere der Schwelle entsprechende Werthigkeit zu erreichen. Die beobachteten Perioden entsprächen also, bei dieser Deutung, der Zeit, welche das bestimmte Protoplasma zu einer für die abermalige Erregung zureichenden aufsteigenden Aenderung bedarf.

Unter diesem Gesichtspunkt werden weitere Fragen nach den zeitlichen Abweichungen des Rhythmus, wie sie vielleicht unter veränderten Lebensbedingungen des Muskels auftreten, von besonderem Interesse sein.

Erklärung der Tafeln.

Die auf Taf. I—VIII wiedergegebenen Originalcurven entsprechen den auf Taf. X—XIII berechneten Curven, und zwar gehören immer die Curven gleicher Ziffer zu einander (1 u. 1^b u. s. f.). Die photographischen Aufnahmen sind von rechts nach links zu lesen. Ein Skalentheil, d. h. der Abstand zweier radiärer Linien, entspricht nahezu 0.0008″. Der Reizmoment bzw. die Oeffnung der Nebenschliessung für das Capillarelektrometer markirt sich durch Niedergehen der beiden im unteren Theil der Photographie sichtbaren Hebel. Ein Niedergehen des Quecksilbermeniscus entspricht immer einem Negativwerden der Elektrode, welche der Reizstelle zunächst bzw. an der Reizstelle liegt.

Die aus den Capillarelektrometeraufnahmen berechneten Curven sind von links nach rechts zu lesen. 1 mm der Abscisse entspricht einem Skalentheil der Aufnahme, entspricht also 0.0008″. 1 mm der Ordinate stellt eine elektromotorische Kraft von $^1/_{1000}$ Daniell dar.

Tafel I.

Fig. 1. Querschnittsanlegung*) an einen curaresirten M. Sartorius an der Elektrode E_3. Bei der Elektrode E_2 wurde zuvor ein thermischer Querschnitt angelegt. Die Elektrometerstrecke $E_3E_2 = 20$ mm.

Nach der Durchschneidung wurde die auf Taf. IX Fig. V wiedergegebene Zeichnung der Querschnittsstelle des Muskels (Vergr. 2/1) angefertigt.

Die zugehörige analysirte Curve: 1^b Taf. X (abgekürzt im Folgenden A. C.:). Im Text S. 351.

Fig. 2. Querschnittsanlegung wie in Fig. 1, aber an einem in E_3 zuvor nicht verletzten Sartorius. $E_2E_3 = 14{,}5$ mm. A. C.: 2^b Taf. X. Im Text S. 352.

Fig. 3. Querschnittsanlegung, wie oben, an einem ganz frischen Sartorius. $E_2E_3 = 14$ mm. A. C.: 3^b Taf. X. Im Text S. 353.

Fig. 4. Querschnittsanlegung an einem unverletzten, aber länger aufbewahrten Sartorius. A. C.: 4^b Taf. X. Im Text S. 353.

Fig. 5. Querschnittsanlegung an einem unverletzten Sartorius. $E_2E_3 = 5$ mm. A. C.: 5^b Taf. X. Im Text S. 355.

Fig. 6. Querschnittsanlegung in E_3, und Ableitung von zwei von der Querschnittsstelle entfernten Punkten E_1 und E_2. Elektrometerstrecke $E_1E_2 = 10$, Zwischenstrecke $E_2E_3 = 18$ mm. A. C.: 6^b Taf. XI. Im Text S. 357.

Fig. 7. Querschnittsanlegung an einem unverletzten Sartorius. $E_2E_3 = 19$ mm. A. C.: 7^b Taf. X. Im Text S. 356.

Fig. 8. Wie im Versuch 6: $E_1E_2 = 9$, $E_2E_3 = 33$ mm. A. C.: 8^b Taf. XI. Im Text S. 357.

*) Bei der Querschnittsanlegung beginnt die Durchschneidung in dem Curvenradius, in dem der untere (rechte) Rand des Hebelschattens die Zeigerlinie durchkreuzt. Ein Skalentheil (0.0008″) später ist die Durchschneidung mit Sicherheit vollendet.

Tafel II.

Fig. 9. Querschnittsanlegung an einem zu stark abgekühlten Muskel in E_3. Von E_2 und E_3 wurde zum Elektrometer abgeleitet. $E_2E_3 = 22$ mm. A. C.: 9^b Taf. XI. Im Text S. 366.

Fig. 10. Querschnittsanlegung in E_3; $E_2E_3 = 5$ mm. A. C.: 10^b Taf. XI. Im Text S. 355.

Fig. 11. Controlversuch: Schleuderapparat in Thätigkeit, ohne den Muskel zu verletzen, liefert keine grösseren „Erschütterungswellen". Im Text S. 354.

Fig. 12 u. 13. Schliessung eines const. Stromes von $^{10}/_{1000}$ Daniell. ↑ und ↓ A. C.: Fig. XII Taf. XIII. Im Text S. 338.

Tafel III.

Fig. 14. Querschnittsanlegung in E_3 an einen Muskel der 1^h lang Aetherdämpfen ausgesetzt gewesen war. Elektrometerstrecke $E_2E_3 = 15$ mm. A. C.: 14^b Taf. XI. Im Text S. 364.

Fig. 15. Desgl. bei kurzer Aethernarkose (5′). $E_2E_3 = 12{,}5$ mm. A. C.: 15^b Taf. XI. Im Text S. 364.

Fig. 16. Durchströmung des M. Sartorius in seinem oberen (Becken-)Theil mit dem const. Strom. Derselbe ging im Muskel absteigend von E_1 nach E_3. Unterhalb (kniewärts) von der Kathode E_3 wurde von den beiden Punkten E_1 und E_2 zum Elektrometer abgeleitet. Zur Reizung dienten 2 Daniell. Der Muskel hatte zuvor in der BIEDERMANN'schen Sodalösung gelegen. $E_1E_2 = 9$, $E_2E_3 = 15$, $E_3E_4 = 20$ mm. Nicht analysirt. Im Text S. 385.

Fig. 17. Durchströmung eines frischen Muskels, Anordnung wie in Fig. 16 aber mit 5 Daniell und 3 Grove. $E_1E_2 = 12$, $E_2E_3 = 19{,}5$, $E_3E_4 = 20$ mm. A. C.: 17^b Taf. XI. Im Text S. 386.

Fig. 18. Querschnittsanlegung am wasserstarren Muskel. Ableitung von der Schnittstelle und einer unverletzten Muskelstelle. A. C.: 18^b Taf. XI. Im Text S. 363.

Fig. 19. Schliessung eines constanten Stromes, wie in Fig. 16 aber von 5 Daniell. $E_1E_2 = 9$, $E_2E_3 = 15$, $E_3E_4 = 20$ mm. A. C.: 19^b Taf. XI. Im Text S. 385.

Fig. 20. Rhythmische Wellen nach Oeffnung eines constanten Stromes von 5 Daniell und 3 Grove, welcher längere Zeit geschlossen war. Der Strom ging im Muskel von E_3 nach E_4. Elektrometerstrecke $E_1E_2 = 9$, Zwischenstrecke $E_2E_3 = 20$, $E_3E_4 = 20$ mm. A. C.: 20^b Taf. XI. Im Text S. 388.

Fig. 21. Wie Versuch 20 Oeffnung nach 5′ langer Durchströmung. $E_1E_2 = 9$, $E_2E_3 = 20$, $E_3E_4 = 20$ mm. A. C.: 21^b Taf. XI. Im Text S. 388.

Tafel IV.

Querschnittsanlegung nach starker Abkühlung des Muskels.

Fig. 22. Dem Muskel wurde vor dem Versuch am Beckenende ein thermischer Querschnitt angelegt und von dieser und der für den Querschnitt bestimmten Stelle zum Elektrometer abgeleitet. Abkühlung vor Versuch auf -2^0. Für kurze Zeit musste dann vor dem Versuch selbst der Muskel der Zimmertemperatur ausgesetzt werden. A. C.: 22^b Taf. X. Im Text S. 360.

Fig. 23. Wie Versuch 22, Elektrometerstrecke = 21 mm. Die eine Elektrode lag an der für den Querschnitt bestimmten Stelle. Abkühlung auf -1^0 vor Versuch. A. C.: 23^b Taf. X. Im Text S. 359.

Fig. 24. Wie Versuch 22. Vor Versuch auf -1^0 abgekühlt. A. C.: 24^b Taf. X. Im Text S. 361.

Fig. 25. Wie Versuch 22. Die beiden Ableitungselektroden $E_1 E_2$ liegen aber entfernt, kniewärts von der Querschnittsstelle E_3 dem Muskel an. Elektrometerstrecke $E_1 E_2 = 10$, Zwischenstrecke $E_2 E_3 = 33$ mm. Vor Versuch wurde auf -2^0 abgekühlt, der Muskel wurde durch den Hebel nur leicht geritzt. A. C.: 25^b Taf. X. Im Text S. 361.

Tafel V.

Fig. 26. Durchströmung des oberen (Becken-)Theiles des Musculus Sartorius mit dem constanten Strome von 2 Daniell. Elektrometerstrecke $E_1 E_2 = ?$, Zwischenstrecke $E_2 E_3 = 30$, $E_3 E_4 = 20$ mm. Kathode des von E_4 nach E_3 gehenden Stromes liegt in E_3. Nicht analysirt. Im Text S. 385.

Fig. 28. Durchströmung wie im Versuch 26, aber mit 5 Daniell und 1 Grove. Um Stromverzweigung des Reizstromes in den Capillarelektrometerkreis zu erhalten, beträgt die Zwischenstrecke $E_2 E_3$ nur 3 mm, die Elektrometerstrecke $E_1 E_2 = 15$ und $E_3 E_4 = 20$ mm. Der Versuch zeigt die combinirte Wirkung des constanten Stromes und der doppelphasischen elektrischen Wellen, welche bei der Zwischenstrecke von 3 mm 2 Skalentheile nach der Reizung beginnen. Durch Aethernarkose wurde im Versuch 30 der Stromzweig des constanten Stromes allein erhalten. A. C.: 28^b Taf. XII. Im Text S. 389.

Fig. 30. Derselbe Versuch, ohne Veränderung der Elektrodenlage nach $^1/_4{}^h$ Aethernarkose. A. C.: 30^b Taf. XII. Im Text S. 389.

Fig. 27. Durchströmung des Muskels mit constantem Strom nach Abkühlung $T = +0{,}25^0$ (während des Versuches selbst!). Elektrometerstrecke $E_1 E_2 = 12$, Zwischenstrecke $E_2 E_3 = 14$, $E_3 E_4 = 18$ mm. A. C.: 27^b Taf. XII. Im Text S. 389.

Fig. 29. Versuch ganz wie 27, kurz nachher vorgenommen. A. C.: 29^b Taf. XII. Im Text S. 389.*)

Tafel VI.

Fig. 31. Durchströmung des Musculus Sartorius mit dem constanten Strom (5 Daniell und 1 Grove). Strom geht im Muskel von E_4 nach E_3. Am Knieende des Muskels bei E_1 thermischer Querschnitt. Elektrometerstrecke $E_1 E_2 = 20$, Zwischenstrecke $E_2 E_3 = 15$, $E_3 E_4 = 10$ mm. Die Sehne des Knieendes ist am Häkchen des Torsionshebels befestigt (Apparat G in den Figg. III und IV Taf. IX). Durch das an dem Torsionshebel befindliche Spiegelchen wird mit Hülfe eines Lichtstrahles die nahezu isometrische Contractionscurve entworfen, welche sich als helle Linie auf dem Bilde abhebt. A. C.: 31^b Taf. XII. Die Contractionscurve ist hier als punktirte Linie wiedergegeben. Im Text S. 387 u. 393.

Fig. 32. Wie Versuch 31, zweite Reizung desselben Muskels, Schwankungswellen weniger steil. Nicht analysirt. Im Text S. 387 u. 393.

Fig. 35. Wie Versuch 31 und 32, aber an einem Muskel, der $^1/_2{}^h$ gelegen hatte. $E_1 E_2 = 13$, $E_2 E_3 = 20$, $E_3 E_4 = 10$ mm. Die rhythmischen Wellen sind nahezu völlig geschwunden. Die Contractionscurve ist wesentlich niedriger geworden. Die kleinen Oscillationen der Contractionscurve sind auf Erschütterungen zu beziehen. Nicht analysirt. Im Text S. 394.

*) In 29^b liegt in Folge eines Versehens der zweite positive und der zweite negative Gipfel um etwa 15 Skalentheile zu weit nach rechts.

Fig. 33. Versuch einer Reizung vom Nerven aus mit dem constanten Strom.

M. gastrocnemius mit N. ischiadicus eines Teichfrosches. Die mit 1 Daniell absteigend durchströmte Nervenstrecke $ab = 12$ mm. Die Nervenstrecke von der Kathode b bis zum Muskel, $bc = 20$ mm. Am M. gastrocnemius wurde die Ableitung vom unteren thermisch abgetödteten Theil E_1 und der unverletzten Mitte E_2 vorgenommen. Elektrometerstrecke $E_1E_2 = 15$ mm. Nicht analysirt. Im Text S. 397 u. 398.

Fig. 34. Doppelversuch auf einer Platte mit verschiedener Lage der ableitenden Elektroden. Durchströmung der Muskelstrecke E_3E_4 mit dem constanten Strom von 5 Daniell. Kathode in E_3.

I. Untere Curve. E_1 am Knieende, wo thermischer Querschnitt angelegt ist. Elektrometerstrecke $E_1E_2 = 21$, Zwischenstrecke $E_2E_3 = 18$ mm. Im Text S. 391.

II. Obere Curve. Die zuvor dem Querschnitt anliegende Elektrode E_1 wird 7,5 mm von E_2 entfernt einer unverletzten Längsschnittsstelle angelegt. $E_1E_2 = 7{,}5$, $E_2E_3 = 18$, $E_3E_4 = 16$ mm. A. C.: 34^b Taf. XII. Im Text S. 391.

Fig. 49. „Indirecte"*) Reizung mit dem Inductionsdoppelschlag. Thermischer Querschnitt in E_4. Reizstrecke $E_1E_2 = 11$ (N. B. E_1 liegt bereits an der Sehne), Zwischenstrecke $E_2E_3 = 23$, Elektrometerstrecke $E_3E_4 = 12$ mm. T. $= 20^0$. Fortpflanzungsgeschwindigkeit $E_2 \rightarrow E_3 = 3{,}4$ m. A. C.: 49^b Taf. XI. Im Text S. 374.

Fig. 50. An demselben Muskel ohne Elektrodenveränderung nach Abkühlung auf $+ 1{,}9^0$, Fortpflanzungsgeschwindigkeit in $E_2E_3 = 0{,}7$ m. A. C.: 50^b Taf. XI. Im Text S. 374.

Tafel VII.

Fig. 36. Schliessungstetanus vom Nerven aus bei einem guten Kaltfrosch. Als Präparat diente M. gastrocnemius mit N. ischiadicus. Für diese und die folgenden Versuche auf Taf. VII gelten folgende Bezeichnungen: ab = absteigend durchströmte Nervenstrecke (b = Kathode) bc = Entfernung der Kathode b vom Muskel. E_1 = thermisch abgetödtetes unteres Ende des Musculus gastrocnemius, E_2 = mittlerer unverletzter Theil desselben Muskels, also E_1E_2 = Elektrometerstrecke. Die in Figg. 36 und 37 ausgeführte graphische Verzeichnung der Contraction (dunkle Linien in den Abbildungen) wurde mit einem isotonischen Schreibhebel vorgenommen. Im Text S. 398.

$ab = 7$, $bc = 12$, $E_1E_2 = 17$ mm. Durchströmung der Nervenstrecke ab mit 1 Daniell. Langsame Bewegung der Schreibfläche vergl. die Fünftelsecundenmarkirung.

Fig. 37. Desgl. ab 12, bc 20, $E_1E_2 = 15$ mm. Im Text S. 398.

Fig. 38. Desgl. ab 7, bc 43, $E_1E_2 = 17$ mm. Im Text S. 397.

Fig. 39. Desgl. ab 7, bc 43, $E_1E_2 = 12$ mm, aber bei schneller Bewegung der Schreibfläche. Im Text S. 397.

Fig. 40. Desgl. ab 7, bc 43, $E_1E_2 = 17$ mm, langsame Bewegung der Schreibfläche. Im Text S. 397.

Fig. 41. Desgl. unvollkommener Schliessungstetanus vom Nerven aus ab 15, bc 30, $E_1E_2 = 18$ mm, schnelle Bewegung der Schreibfläche, vergl. den Versuch am Warmfrosch 33 Taf. VI. Im Text S. 396.

---

*) „Indirect" bezeichnet hier Reizung des Muskels selbst, aber entfernt von der Ableitungsstelle, „direct" = Reizung an der Ableitungsstelle.

Digitized by Google

Tafel VIII.

Beobachtung des ein- und zweiphasischen Actionsstromes bei der Muskelreizung mit Inductionsströmen. Hierher gehören auch die beiden Versuche 49 u. 50 Taf. VI.

Fig. 42. „Indirecte" (Vergl. Anm. S. 410) Reizung mit dem Doppelinductionsschlag. Reizstrecke $E_1E_2 = 6$, Zwischenstrecke $E_2E_3 = 19$, Elektrometerstrecke = 10,5 mm.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit für E_2E_3 ergab 2,3 m. Verlauf des doppelphasischen Actionsstroms bei einer Temperatur von 18,75°. A. C.: 42^b Taf. XIII. Im Text S. 370.

Fig. 43. Directe Reizung (Kathode des Oeffnungsstroms liegt in E_3). Benutzt wurde derselbe Muskel, der bereits zum Versuch 42 gedient hatte. $E_1E_2 = 7$, $E_2E_3 = 0$, $E_3E_4 = 10{,}5$ mm.

Doppelphasischer Actionsstrom bei einer Temperatur von 19,3°. A. C.: 43^b Taf. XIII. Im Text S. 370.

Fig. 44. Wie Versuch 43 nach Wendung des primären Stromes. A. C.: 44^b Taf. XIII. Im Text S. 370.

Fig. 45. Doppelversuch, indirecte und directe Reizung auf einer Platte an demselben Muskel hintereinander vorgenommen. Einphasischer Actionsstrom, E_4 thermisch abgetödtet.

I. Untere Curve, indirecte Reizung. Reizstrecke $E_1E_2 = 4{,}2$, Zwischenstrecke $E_2E_3 = 20$, Elektrometerstrecke $E_3E_4 = 10{,}5$ mm, $T = 19{,}75°$. Fortpflanzungsgeschwindigkeit aus $E_2E_3 = 2{,}8$ m.

II. Obere Curve, directe Reizung. A. C.: 45^b Taf. XIII. Im Text. S. 371.

Fig. 46. Directe Reizung am Sartorius nach Abkühlung auf + 1,5°, zuvor waren Curven bei höherer Temperatur verzeichnet worden, ähnlich denen von Fig. 42 und 43.

Reizstrecke $E_1E_2 = 14{,}5$, Zwischenstrecke $E_2E_3 = 0$, Elektrometerstrecke $E_3E_4 = 12$ mm. Doppelphasischer Actionsstrom. A. C.: 46^b Taf. XIII. Im Text S. 374.

Fig. 47. Wie 46, nach Abkühlung auf — 0,1° (?) A. C.: 47^b Taf. XIII. Im Text S. 375.

Fig. 48. Muskel bei E_4 abgetödtet, nach Abkühlung auf — 3°, directe Reizung: Reizstrecke $E_1E_2 = 12$, Zwischenstrecke $E_2E_3 = 0$, Elektrometerstrecke $E_3E_4 = 14$ mm. Einphasischer Actionsstrom mit scheinbarer Latenz. Im Text S. 375.

Tafel IX.

Abbildungen einiger zu den Versuchen construirter Apparate. (Siehe Beschreibung im Text S. 334.)

Fig. I. Schleuderhebel und Muskelspannapparat in der Stellung, wie sie zum Versuch benutzt wurden, von der Seite gesehen, etwa in $^1/_8$ der nat. Grösse. Erklärung S. 338—343.

Fig. II. Contactapparat, oberer Theil ohne Stativ, von der Seite gesehen. Vergr. ca. $^1/_2$ der nat. Grösse. S. 343.

Fig. III. Links in der Figur Spannapparat von oben gesehen in $^3/_{10}$ der nat. Grösse, rechts davon oberer Theil des Schleuderapparates mit der Auslösungsvorrichtung, ebenfalls von oben gesehen.

Fig. IV. Spannapparat, schematisch gezeichnet, schräg von oben gesehen in etwa $^3/_4$ der nat. Grösse.

Fig. V. Sartorius mit angelegtem Querschnitt nach der Natur gezeichnet (von Versuch 1 Taf. I). Auf der Ableitungselektrode, welche dunkel durch den Muskel hindurchschimmert, liegt noch eine dünne Schicht undurchtrennter Muskelfasern. $^{2}/_{1}$ der nat. Grösse. S. 352.

Tafel X—XIII.

Aus den in Taf. I—VIII wiedergegebenen Originalcurven sind die in X—XIII wiedergegebenen Curven berechnet (zur Originalcurve 1 gehört die analysirte Curve 1^{b} u. s. f.), und zwar stellen diese die Veränderungen der elektromotorischen Kraft dar, wie sie nach der Reizung beobachtet werden. 1 mm der Abscisse entspricht einem Skalentheil der Originalcurve also = 0.0008″; 1 mm der Ordinate $= {}^{1}/_{1000}$ Daniell. Bezüglich der Erklärung der Curven sei auf die Angaben für Taf. I—VIII verwiesen.

Die auf den Tafeln in Lichtdruck wiedergegebenen Curven können die feineren Einzelheiten nicht so genau zur Anschauung bringen, wie die Originalcurven, bzw. die Silbercopien derselben. Ich erkläre mich daher bereit, denjenigen Herren, welche sich speciell dafür interessiren, Copien der Originalaufnahmen auf ihren Wunsch zur Ansicht zu übersenden.

Die Curven auf Taf. I—VIII sind im Lichtdruck in $^{9}/_{10}$ der Originalgrösse, die Abbildung der Apparate auf Taf. IX in $^{94}/_{100}$ der Grösse der Originalphotographien wiedergegeben worden.

Litteratur.

1. W. Trendelenburg. Zur Frage der rhythmischen Thätigkeit des Herzmuskels u. s. w. Pflüger's Archiv Bd. 82. 1900. S. 199.
2. E. Hering. Ueber directe Muskelreizung durch den Muskelstrom. Beiträge z. allgem. Nerven- u. Muskelphysiologie. I. Mitth. 1879. Sitzungsber. d. Wien. Ak. d. W. Bd. LXXIX. III. Abth.
3. W. Biedermann. Ueber rhythmische durch chemische Reizung bedingte Contractionen quergestreifter Muskeln. VI. Mitth. 1880. Sitzungsber. d. Wien. Ak. d. W. Bd LXXXII. III. Abth.
4. W. Biedermann. Ueber rhythmische Contractionen quergestreifter Muskeln unter dem Einflusse des constanten Stromes. XI. Mitth. 1883. Ebenda Bd. LXXXVII. III. Abth.
5. L. Hermann. Zur Theorie des galvanischen Wogens. Pflüger's Arch. Bd. 73. 1898. S. 449.
6. Engelmann. Zur Physiologie der Ureter. Pflüger's Arch. II. 1869. S. 243.
7. Derselbe. Beiträge zur allgem. Muskel- und Nervenphysiologie I. Pflüger's Arch. Bd. III. 1870. S. 287.
8. M. v. Frey. Ueber die tetanische Erregung von Froschnerven durch den constanten Strom. Ludwig's Arbeiten 1883.
9. Burdon-Sanderson in Schäfer's Text-book of Physiology. Part. II. S. 425 u. 426. 1900.
10. Burch. The Capillary Elektrometer in Theorie and Practice. London 1896. Reprinted from „the Electrician".
11. Hermann. Untersuchungen über die Entwicklung des Muskelstromes. Pflüger's Arch. XV. S. 191. 1877.
12. Hermann und Gildemeister. Untersuchungen über die Eigenschaften und die Theorie des Capillarelektrometers. Pflüger's Arch. Bd. LXXXI. 1900. S. 491.
13. Burdon-Sanderson. The electrical Response of muscle etc.
    a) Part. I. Journal of Physiology. Vol. XVIII. 1895. S. 117.
    b) Part. II. Journal of Physiology. Vol. XXIII. 1898/99. S. 325.
14. Du Bois-Reymond. Ges. Abh. Bd. II. 1877. S. 93 ff.
15. L. Hermann. Versuche mit dem Fallrheotom über die Erregungsschwankung des Muskels. Pflüger's Arch. Bd. 15. 1877. S. 233.
16. Bernstein. Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. 1871.
17. J. Gad. Ueber Zeichenwechsel der Stromesschwankung innerhalb des Latenzstadiums etc. Du Bois-Reymond's Arch. 1877. S. 36.
18. Matthias. Ueber graphische Darstellung der Actionsströme des Muskels. Pflüger's Arch. Bd. 53. 1893. S. 70.
19. Engelmann. Ueber den Einfluss der Reizstärke auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im quergestreiften Froschmuskel. Pflüger's Arch. Bd. 66. 1897. S. 574.

20. J. BURDON-SANDERSON. Note on the Influence of temperature on the Monophasic Variation of Muscle. Proceed. of the Physiolog. Society Febr. 18. 1899.
21. GAD und HEYMANNS. Einfluss der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit der Muskelsubstanz. DU BOIS-REYMOND's Archiv. 1890. Suppl. S. 59.
22. W. BIEDERMANN. Ueber die Einwirkung des Aethers auf einige elektromotorische Erscheinungen an Muskeln uud Nerven. XXII Mitth. 1888.
23. L. HERMANN. Beiträge zur Kenntniss der polaren Erregung u. s. w. PFLÜGER's Arch. Bd. 45. 1889. S. 601.
24. W. BIEDERMANN. Elektrophysiologie. 1895. S. 384.
25. ENGELMANN. Beobachtungen und Versuche an suspendirten Herzen. PFLÜGER's Arch. Bd. 56. 1894. S. 199.
26. LOCKE und SZYMANOWSKI. Zur Kenntniss des polaren Versagens der elektrischen Muskelerregung. PFLÜGER's Arch. Bd. 79. 1900. S. 107.
27. HERMANN. Ueber die Actionsströme der Muskeln und Nerven. PFLÜGER's Arch. Bd. 16. 1878. S. 191.
28. HERMANN. Handbuch. Bd. 2, I. S. 194.
29. SCHIFF. Beiträge z. Physiologie. Bd. II. 1894. S. 83.
30. W. BIEDERMANN. Ueber die polare Wirkung des elektrischen Stromes im entnervten Muskel. III. Mitth. Sitzungsber. d. Wien. Ak. d. W. LXXIX. III. Abth. 1879.
31. BERNSTEIN. Ueber die Latenzdauer der Muskelzuckung. PFLÜGER's Archiv Bd. 67. 1897. S. 207.
32. E. HERING und J. FRIEDRICH. Untersuchungen des Schliessungstetanus mit Hülfe des stromprüfenden Nerv-Muskelpräparates. Sitzungsber. d. Wien. Ak. Bd. LXXII. III. Abth.
33. GOTCH und BURCH. The electromotive properties of Malapterurus. Philosoph. Transact. of the Royal Society of London. 1896.
34. S. GARTEN. Beitr. z. Physiologie d. elektr. Organs des Zitterrochens. Abh. d. Kgl. Sächs. d. W. 1899.
35. BORUTTAN. Die Actionsströme und die Theorie der Nervenleitung. Weitere vorläufige Mitth. PFLÜGER's Arch. Bd. 81. 1900. S. 360.

Inhaltsverzeichniss.

		Seite
	Einleitung	331—334
	Plan der Untersuchung	333—334
	Beschreibung der Versuchsanordnungen und Apparate	334—347
	Verzeichnung des Coordinatensystems	335—336
	Eigenschaften der Capillare	337—338
	Spannapparat	338—339
	Schleuderapparat	340—343
	Contactapparat	343—347
I.	Die elektrischen Erscheinungen bei der Anlegung eines Querschnittes	347—366
	Beschreibung der bei der Querschnittsanlegung erhaltenen Curven	351—355
	Einfluss der Länge der Elektrometerstrecke und ihrer Lage zur Durchschneidungsstelle auf die elektrischen Erscheinungen	355—358
	Einfluss der Abkühlung des Muskels	358—362
	Einfluss der Aethernarkose und Wasserstarre	362
II.	Die elektrischen Erscheinungen bei directer Reizung des Muskels mit einem Inductionsschlag unter besonderer Berücksichtigung der Reizstelle	367—382
	Bei Zimmertemperatur	371—373
	Bei Abkühlung	373—376
	Rückblick auf die bisherigen Befunde	376
	Welche Ursachen kommen für die rhythmischen Erregungen in Betracht?	380
III.	Die elektrischen Erscheinungen bei der Durchströmung des Muskels mit dem constanten Strom	382—394
	Beschreibung der Versuche	384
	Auch bei der Oe-Erregung sind Rhythmen zu beobachten	388
	Versuche bei Abkühlung	389
	Versuche am Aethermuskel	389
	Kommen die Rhythmen in den Contractionscurven zum Ausdruck?	391
IV.	Die elektrischen Erscheinungen bei dem Schliessungstetanus infolge von Reizung des Nerven mit dem constanten Strom	394—399
	Ueberblick über die Ergebnisse	399—406
	Erklärung der Tafeln	407—412
	Litteratur	413—414

Digitized by Google

1.

2.

3.

4.

Digitized by Google

Digitized by Google

Tafel II.

12

13.

Digitized by Google

18.

19.

20.

21.

oogle

Abhandl. d. K. S. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Cl. XXVI. v.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

31

33

34

32

Digitized by Google

36.

39.

41.

Digitized by Google

39.

40.

38.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

I

A_1
T
B_1
H_1
K_2
A_2
B_2
H_2
J_2
F_2
R
Q
S

II

Abhandl. d. K. S. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Cl. XXVI, v

Digitized by Google

E_1
E_2
E_3
W_2
W_1
E_4
H
G
M
P
L

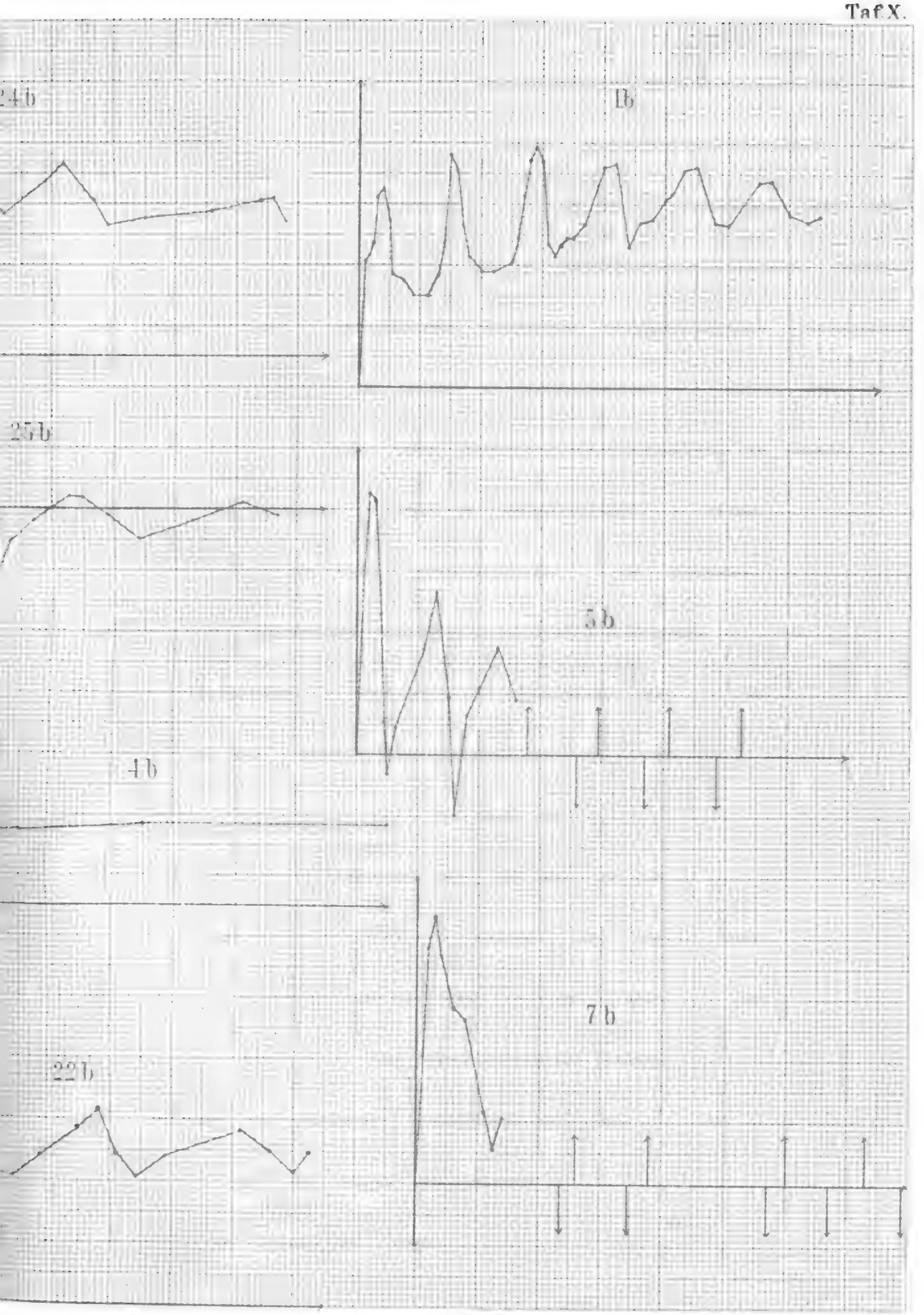
IV

V

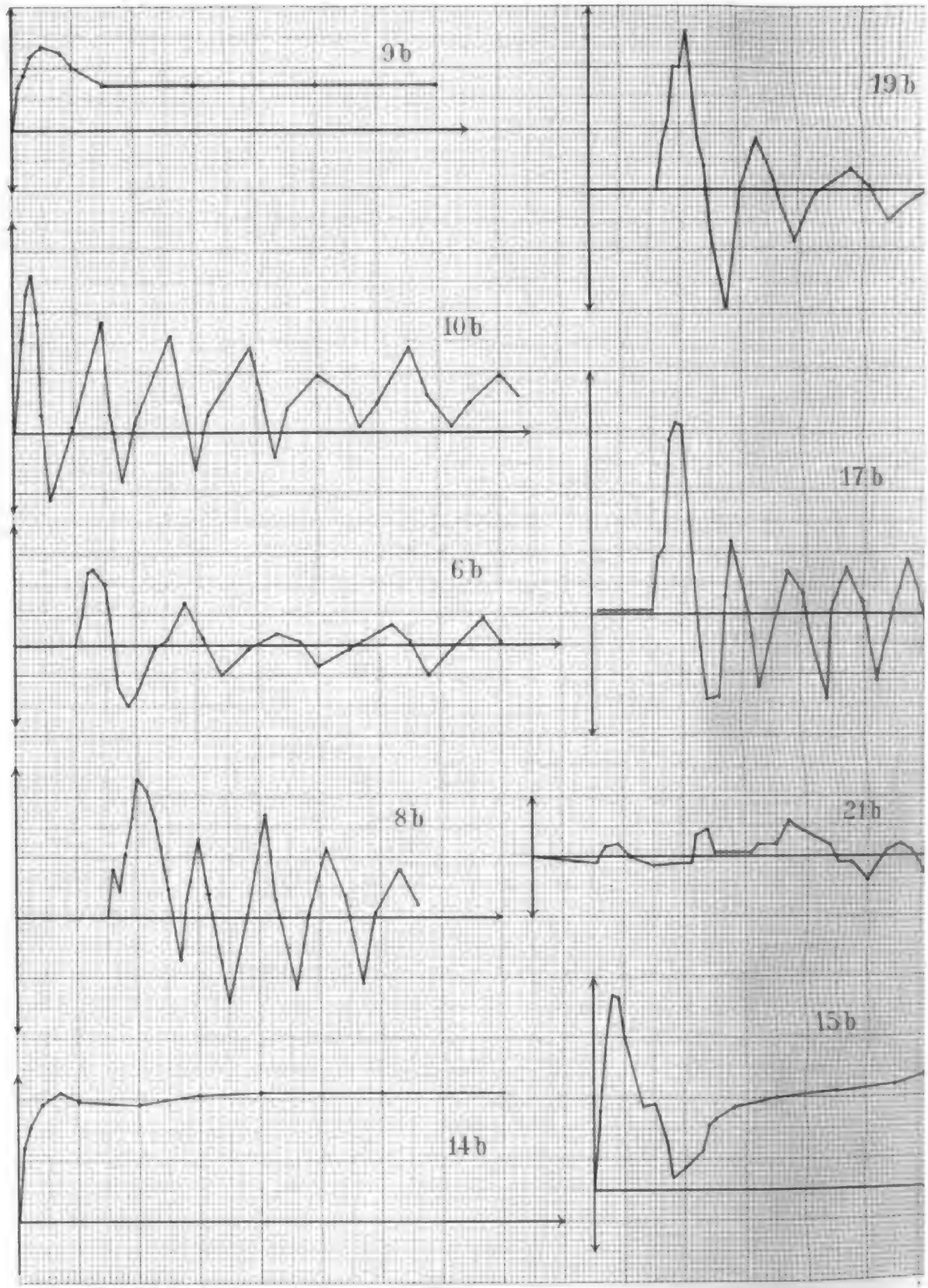
Z
E
X
E_3
W_1
H
P
M
L
E
E_1
S
W_2
G
R
F
H
D
L
A
X
T

III

Digitized by Google

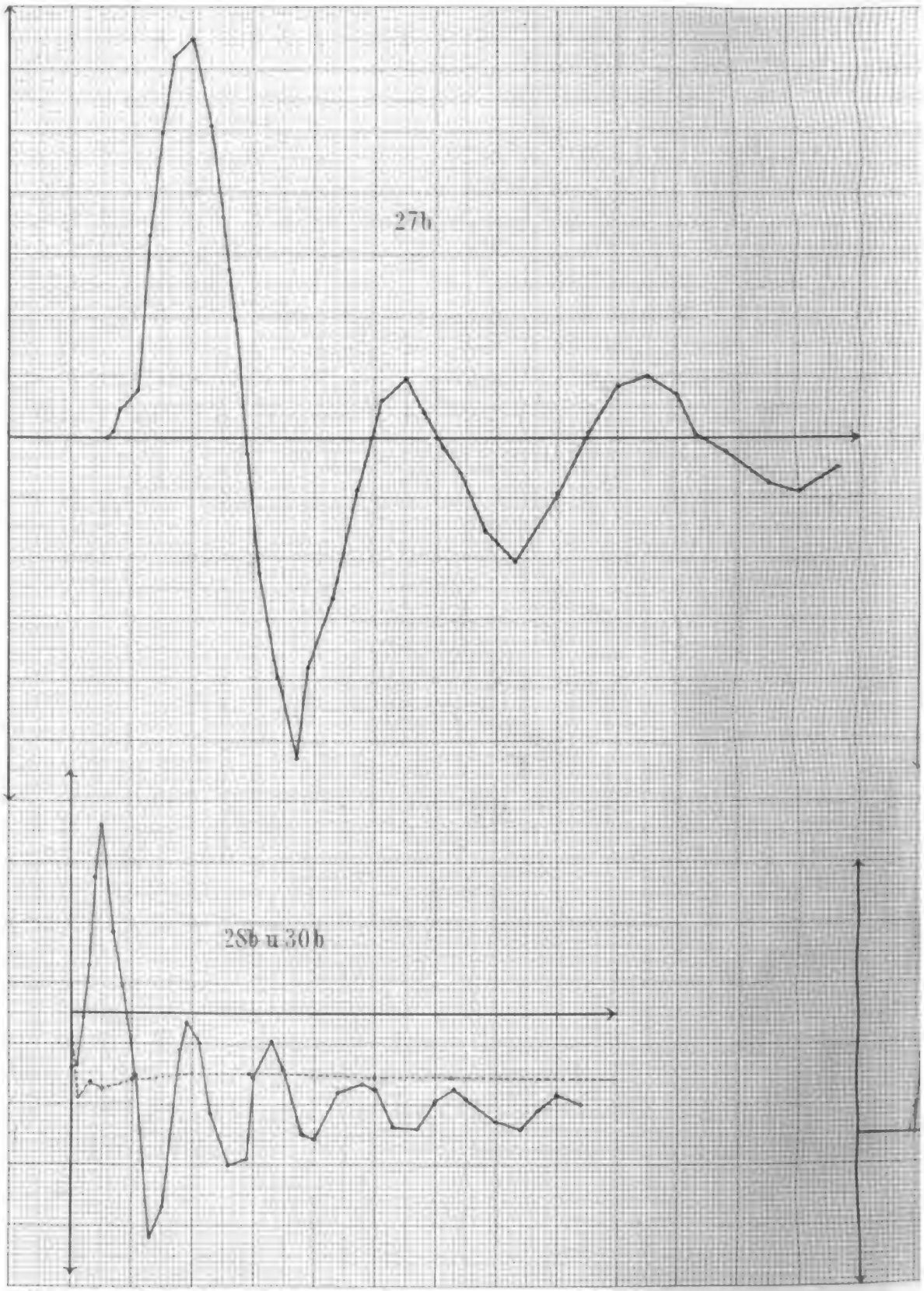


Digitized by Google

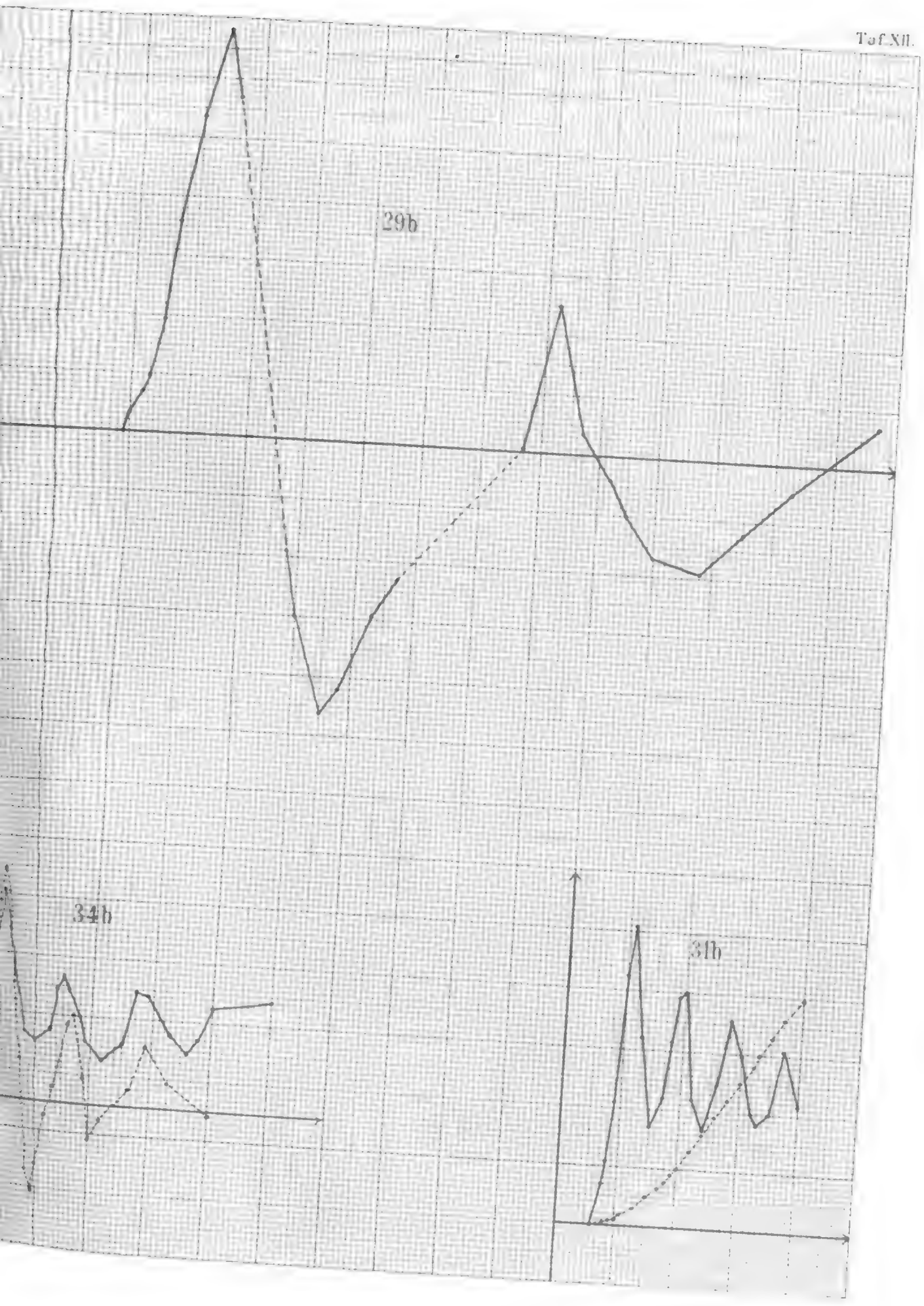


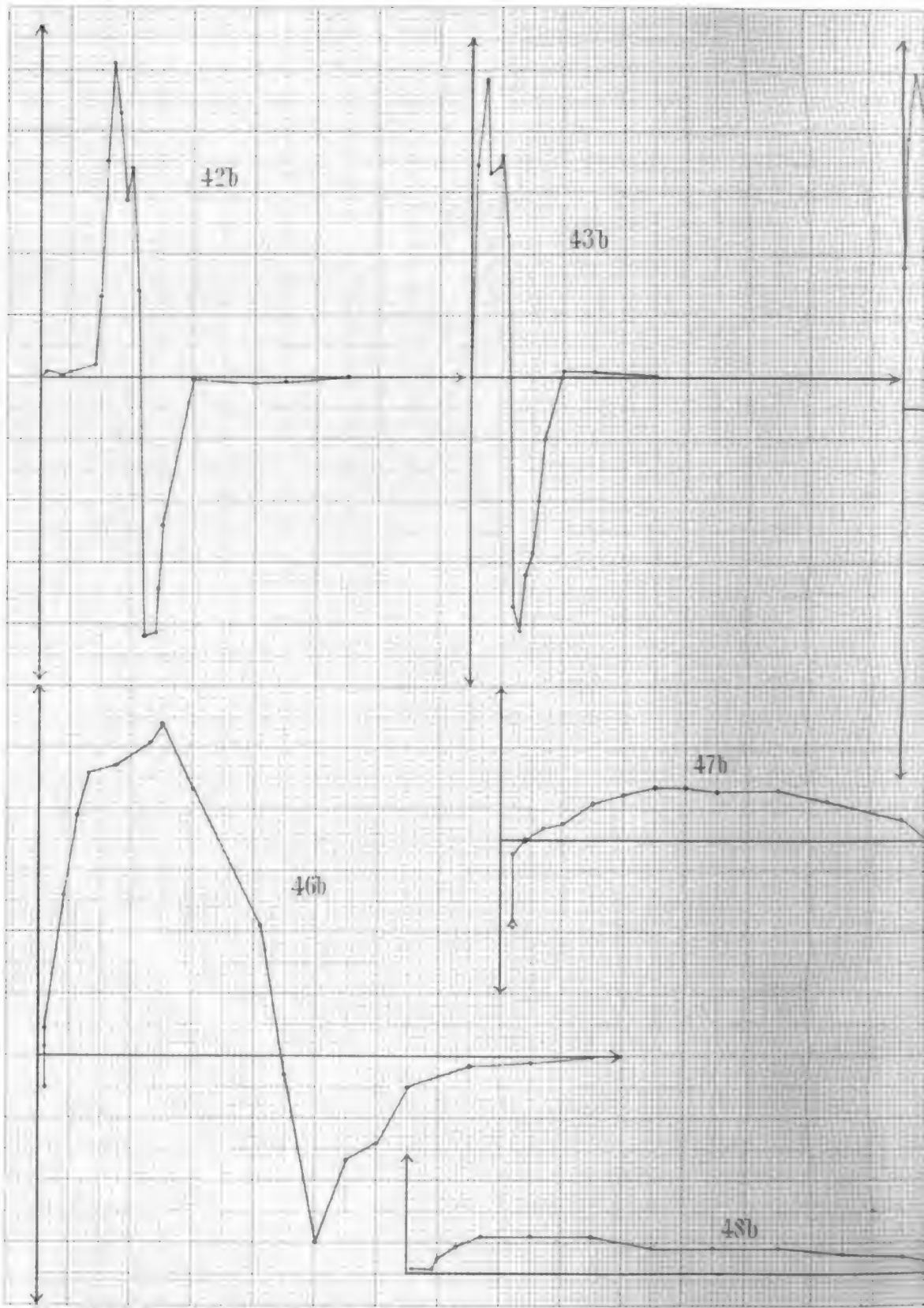
Digitized by Google

Digitized by Google

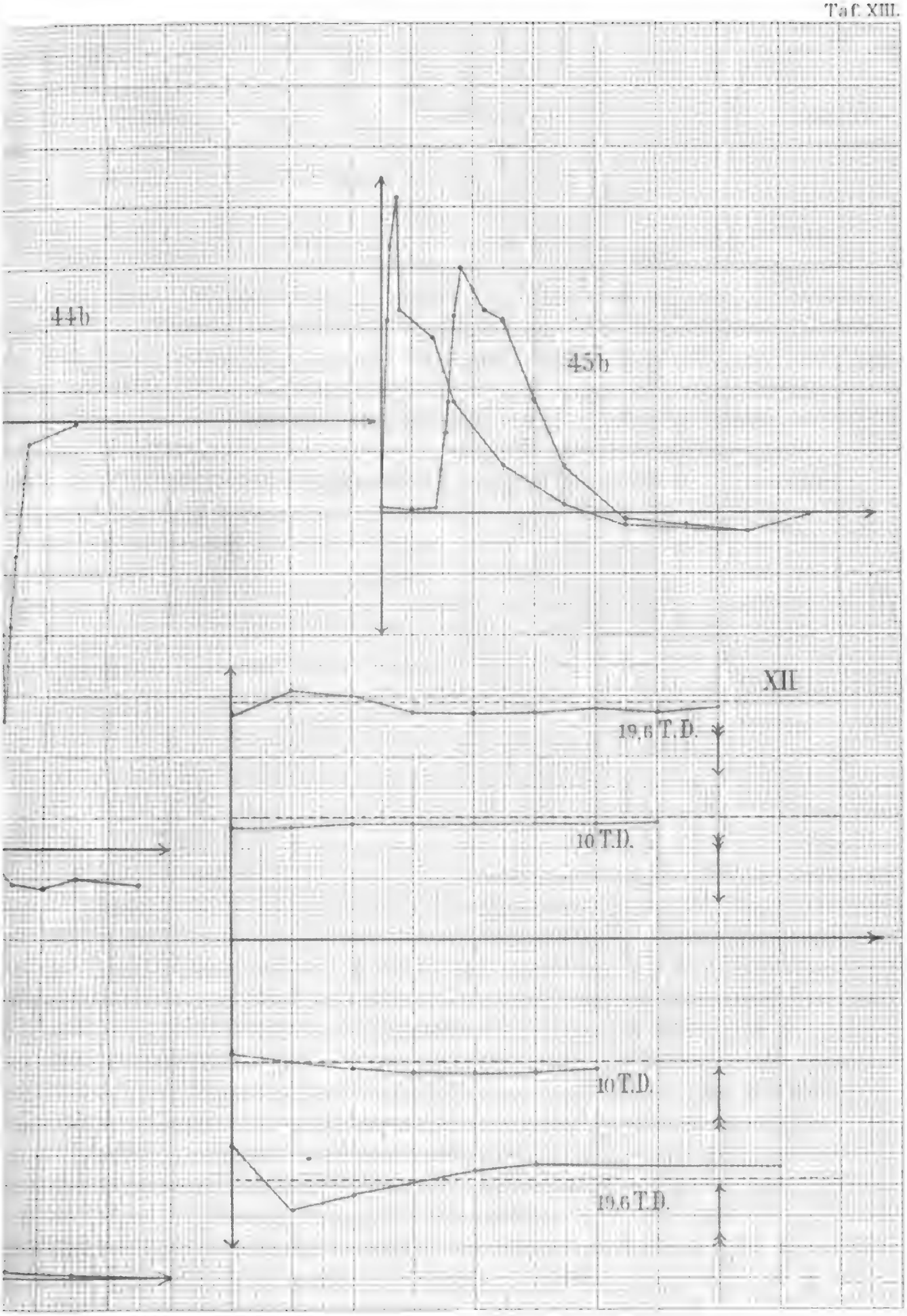


Digitized by Google


29b
34b
31b



Digitized by Google


44b
45b
XII
19,6 T.D.
10 T.D.
10 T.D.
19,6 T.D.

ZEHNTER BAND. (XV. Bd.) Mit 7 Tafeln. hoch 4. 1874. brosch. Preis 21 M.

W. WEBER, Elektrodynam. Maassbestimmungen, insbes. über das Princip der Erhaltung der Energie. 1871. 1 M 60 Pf.
P. A. HANSEN, Untersuch. d. Weges e. Lichtstrahls durch e. beliebig Anzahl v. brechenden sphär. Oberflächen. 1871. 3 M 60 Pf.
C. BRUHNS und E. WEISS, Bestimmung der Längendifferenz zwischen Leipzig und Wien 1872. 2 M.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 9 Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. d. Schwerspathes. M. 4 Taf. 1872. 2 M.
— Elektr. Untersuch. 10 Abhdl.: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Aragonites. Mit 3 Taf. 1872. 2 M.
C. NEUMANN, Ueber die den Kräften elektrodynam. Ursprungs zuzuschreibenden Elementargesetze. 1873. 3 M 80 Pf.
P. A. HANSEN, Von der Bestimmung der Theilungsfehler eines gradlinigen Maassstabes. 1874 4 M.
— Ueber d. Darstell. d. grad. Aufsteig. u. Abweich. d. Mondes in Function d. Länge in d. Bahn u. d. Knotenlänge. 1874. 1 M.
— Dioptr. Untersuch. mit Berücksicht. d. Farbenzerstreuung u. d. Abweich. wegen Kugelgestalt. 2. Abhdlg. 1874. 2 M.

ELFTER BAND. (XVIII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 21 M.

G. T. FECHNER, Ueber den Ausgangswerth der kleinsten Abweichungssumme, dessen Bestimmung, Verwendung und Verallgemeinerung. 1874. 2 M.
C. NEUMANN, Ueber das von Weber für die elektrischen Kräfte aufgestellte Gesetz. 1874. 3 M.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen 11 Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Kalkspathes, des Berylles, des Idocrases und des Apophyllites Mit 3 Taf. 1875. 2 M.
P. A. HANSEN, Ueber die Störungen der grossen Planeten, insbesondere des Jupiter. 1875. 6 M.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 12 Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Gypses, des Diopsids, des Orthoklases, des Albits und des Periklins Mit 4 Taf. 1875. 2 M.
W. SCHEIBNER, Dioptrische Untersuchungen, insbesondere über das Hansen'sche Objectiv. 1876. 3 M.
C. NEUMANN, Das Weber'sche Gesetz bei Zugrundelegung der unitarischen Anschauungsweise 1876. 1 M.
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbes. über die Energie der Wechselwirkung. Mit 1 Taf. 1878. 2 M.

ZWÖLFTER BAND. (XX. Bd.) Mit 13 Tafeln. hoch 4. 1883. brosch. Preis 22 M.

W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 13 Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Apatits, Brucits, Coelestins, Prehnits, Natroliths, Skolezits, Datoliths und Axinits Mit 3 Taf. 1878. 2 M.
W. SCHEIBNER, Zur Reduction elliptischer Integrale in reeller Form 1879. 5 M.
— Supplement zur Abhandlung über die Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1880. 1 M 50 Pf.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 14. Abhdlg.: Ueb. d. photo- u. thermoelektr. Eigensch. d. Flussspathes. M. 3 Taf. 1879. 2 M.
C. BRUHNS, Neue Bestimmung der Längendifferenz zwischen der Sternwarte in Leipzig und der neuen Sternwarte auf der Türkenschanze in Wien. 1880. 2 M 40 Pf.
C. NEUMANN, Ueber die peripolaren Coordinaten. 1880. 1 M 50 Pf.
— Die Vertheilung der Elektricität auf einer Kugelcalotte. 1880 2 M 40 Pf.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 15. Abhandlung: Ueber die aktino- und piezoelektrischen Eigenschaften des Bergkrystalles und ihre Beziehung zu den thermoelektrischen. Mit 4 Tafeln. 1881. 3 M.
— Elektr. Untersuchungen. 16. Abhdlg.: Ueb. die thermoelektr. Eigensch. d. Helvins, Mellits, Pyromorphits, Mimetesits, Prehnits, Pennins, Dioptases, Strontianits, Witherits, Cerussits, Euklases und Titanits. Mit 3 Taf. 1882 2 M.
— Elektr. Untersuch. 17. Abhdlg.: Ueber die bei einigen Gasentwickelungen auftretenden Elektricitäten. 1883. 1 M 80 Pf.

DREIZEHNTER BAND. (XXII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 30 M.

G. T. FECHNER, Ueber die Frage des Weber'schen Gesetzes u. Periodicitätsgesetzes im Geb. d. Zeitsinnes. 1884. 2 M 80 Pf.
— Ueber die Methode der richtigen und falschen Fälle in Anwendung auf die Maassbestimmungen der Feinheit oder extensiven Empfindlichkeit des Raumsinnes. 1884. 7 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die bei der Untersuchung von Gelenkbewegungen anzuwendende Methode, erläutert am Gelenkmechanismus des Vorderarmes beim Menschen. Mit 4 Taf. 1885. 2 M.
F. KLEIN, Ueber die ellipt. Normalcurven der n^{ten} Ordnung u. zugehörige Modulfunctionen der n^{ten} Stufe 1885. 1 M 80 Pf.
C. NEUMANN, Ueber die Kugelfunctionen P_n und Q_n, insbesondere über die Entwicklung der Ausdrücke $P_n(zz_1 + \sqrt{1-z^2}\sqrt{1-z_1^2}\cos\Phi)$ und $Q_n(zz_1 + \sqrt{1-z^2}\sqrt{1-z_1^2}\cos\Phi)$. 1886 2 M 40 Pf.
W. HIS, Zur Geschichte des menschl. Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Mit 1 Taf u. 10 Holzschn. 1886. 2 M.
H. BRUNS, Über eine Aufgabe der Ausgleichungsrechnung. 1886. 2 M.
R. LEUCKART, Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues u. der Lebensgeschichte der Nematoden. Mit 3 Taf. 1887. 7 M.
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. 1. Abhdlg Mit 11 Holzschn. 1887 3 M 20 Pf.

VIERZEHNTER BAND. (XXIV. Bd.) Mit 54 Taf. u. 1 geolog. Karte. hoch 4. 1888. brosch. Preis 42 M.

J. WISLICENUS, Über die räumliche Anordnung der Atome in organischen Molekülen und ihre Bestimmung in geometrisch-isomeren ungesättigten Verbindungen. Mit 186 Fig 2. Abdruck 1889 4 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Untersuchungen über die Gelenke des menschlichen Armes. 1. Th.: Das Ellenbogengelenk von O. Fischer. 2 Th.: Das Handgelenk von W. Braune und O. Fischer. Mit 12 Holzschn. u. 15 Taf. 1887. 5 M.
J. P. MALL, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes Mit 6 Taf. 1887. 5 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Das Gesetz der Bewegungen in den Gelenken an der Basis der mittleren Finger und im Handgelenk des Menschen. Mit 2 Holzschn 1887. 1 M.
O. DRASCH, Untersuch. über die papillae foliatae et circumvallatae d. Kaninchens u. Feldhasen. Mit 8 Taf 1887. 4 M.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen 18 Abhandlung Fortsetzung der Versuche über das elektrische Verhalten der Quarz- und der Boracitkrystalle. Mit 3 Taf. 1887. 2 M.
W. HIS, Zur Gesch. des Gehirns, sowie der centralen u. peripher. Nervenbahnen Mit 3 Taf. u. 27 Holzschn. 1888. 3 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Antheil, den die einzelnen Gelenke des Schultergürtels an der Beweglichkeit des menschlichen Humerus haben. Mit 3 Taf 1888. 1 M 60 Pf.
G. HEINRICIUS und H. KRONECKER, Beiträge zur Kenntniss des Einflusses der Respirationsbewegungen auf den Blutlauf im Aortensysteme. Mit 5 Taf. 1888. 1 M 80 Pf.
J. WALTHER, Die Korallenriffe d. Sinaihalbinsel. Mit 1 geolog. Karte, 7 lithogr. Taf., 1 Lichtdrucktaf. u. 34 Zinkotyp. 1888. 6 M.
W. SPALTEHOLZ, Die Vertheilung der Blutgefässe im Muskel. Mit 3 Taf. 1888. 1 M 80 Pf.
S. LIE, Zur Theorie der Berührungstransformationen 1888 1 M.
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. Zweite Abhandlung. Mit 19 Holzschn. 1888. 6 M.

FÜNFZEHNTER BAND. (XXVI. Bd.) Mit 42 Tafeln. hoch 4. 1890. brosch. Preis 35 M.

B. PETER, Monographie der Sternhaufen G. C. 4460 und G. C. 1440, sowie einer Sterngruppe bei o Piscium. Mit 2 Taf und 2 Holzschn. 1889 4 M.
W. OSTWALD, Über die Affinitätsgrössen organ. Säuren u. ihre Bezieh. zur Zusammensetz. u. Constitution ders. 1889. 5 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die Rotationsmomente der Beugemuskeln am Ellbogengelenk des Menschen. Mit 5 Taf. und 6 Holzschn. 1889 3 M.
W. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Mit 4 Taf. 1889. 3 M.
W. PFEFFER, Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889. 5 M.
A. SCHENK, Über Medullosa Cotta und Tubicaulis Cotta. Mit 3 Taf 1889. 2 M.
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen. Mit 17 Taf. und 18 Fig 1889. 8 M.
W. HIS, Die Formentwickl. des menschl. Vorderhirns vom Ende des 1. bis z. Beginn des 3 Monats. Mit 1 Taf. 1889. 2 M 80 Pf.
J. GAULE, Zahl und Vertheilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Mit 10 Taf. 1889. 3 M.

SECHZEHNTER BAND. (XXVII. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 21 M.

P. STARKE, Arbeitsleistung u. Warmeentwickelung bei der verzögerten Muskelzuckung. Mit 9 Taf. u. 3 Holzsch. 1890. 6 M.
W. PFEFFER, I. Über Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper — II. Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen nebst Bemerk. über d. Aggregatzustand d. Protoplasmas u. über osmotische Vorgänge Mit 2 Taf. und 1 Holzschn. 1890. 7 M.
J. WALTHER, Die Denudation in der Wüste und ihre geologische Bedeutung. Untersuchungen über die Bildung der Sedimente in den ägyptischen Wüsten Mit 8 Taf. und 99 Zinkätzungen. 1891. 8 M.

SIEBZEHNTER BAND. (XXIX. Bd.) Mit 43 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 33 M.

W. HIS, Die Entw. d. menschl. Rautenhirns v. Ende d. 1. b. z. Beginn d. 3 Monats I. Verlang. Mark M. 4 Taf. u. 18 Holzsch. 1891. 4 M.
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Die Beweg. d. Kniegelenks, n. e. neu. Meth. am leb. Mensch. gemess. Mit 19 Taf. u. 6 Fig. 1891. 5 M.
R. HAHN, Mikrometr. Vermess. d. Sternhaufens 2762, ausgef. am zwölffuss. Äquatoreal d. Leipz. Sternwarte. M. 1 Taf. 1891. 6 M.
F. MALL, Das reticulirte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Mit 11 Taf. 1891 5 M.
L. KREHL, Beiträge zur Kenntniss der Füllung und Entleerung des Herzens Mit 7 Taf 1891 5 M.
J. HARTMANN, Die Vergrösserung des Erdschattens bei Mondfinsternissen. Mit 1 lithogr. Taf. u. 3 Textfig 1891. 8 M.

Digitized by Google

ABHANDLUNGEN

DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN ZU LEIPZIG.

MATHEMATISCH-PHYSISCHE CLASSE.

ERSTER BAND. (I. Bd.*) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1852. brosch. Preis 13 ℳ 60 ₰.

A. F. MÖBIUS, Ueber die Grundformen der Linien der dritten Ordnung. Mit 1 Taf. 1849. 2 ℳ 40 ₰
P. A. HANSEN, Auflösung eines beliebigen Systems von linearischen Gleichungen. — Ueber die Entwickelung der Grösse $(1-2\alpha H+\alpha^2)^{-\frac{1}{2}}$ nach den Potenzen von α. 1849. 1 ℳ 20 ₰.
A. SEEBECK, Ueber die Querschwingungen elastischer Stäbe. 1849. 1 ℳ
C. F. NAUMANN, Ueber die cyclocentrische Conchospirale u. über das Windungsgesetz v. Planorbis Corneus 1849 1 ℳ
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen (Widerstandsmessungen). 2. Abdruck. 1863. 3 ℳ
F. REICH, Neue Versuche mit der Drehwaage 1852 2 ℳ
M. W. DROBISCH, Zusätze zum Florentiner Problem. Mit 1 Taf. 1852. 1 ℳ 60 ₰
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen (Diamagnetismus). Mit 1 Taf. 2. Abdruck. 1867. 2 ℳ

ZWEITER BAND. (IV. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1855. brosch. Preis 20 ℳ

M. W. DROBISCH, Ueber musikalische Tonbestimmung und Temperatur. Mit 1 Taf. 1852. 3 ℳ
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. I. Mit 18 Taf. 1852. 4 ℳ
P. A. HANSEN, Entwickelung des Products einer Potenz des Radius Vectors mit dem Sinus oder Cosinus eines Vielfachen der wahren Anomalie in Reihen, die nach den Sinussen oder Cosinussen der Vielfachen der wahren, excentrischen oder mittleren Anomalie fortschreiten. 1853. 3 ℳ
— — Entwickelung der negativen und ungraden Potenzen der Quadratwurzel der Function $r^2+r'^2-2rr'(\cos U\cos U'+\sin U\sin U'\cos J)$. 1854. 3 ℳ
O. SCHLÖMILCH, Ueber die Bestimmung der Massen und der Trägheitsmomente symmetrischer Rotationskörper von ungleichförmiger Dichtigkeit. 1854. 80 ₰
— — Ueber einige allgemeine Reihenentwickelungen und deren Anwendung auf die ellipt. Functionen. 1854. 1 ℳ 60 ₰
P. A. HANSEN, Die Theorie des Aequatoreals. 1855. 2 ℳ 40 ₰
C. F. NAUMANN, Ueber die Rationalität der Tangenten-Verhältnisse tautozonaler Krystallflächen. 1855. 1 ℳ
A. F. MÖBIUS, Die Theorie der Kreisverwandtschaft in rein geometrischer Darstellung. 1855. 2 ℳ

DRITTER BAND. (V. Bd.) Mit 15 Tafeln. hoch 4. 1857. brosch. Preis 19 ℳ 20 ₰.

M. W. DROBISCH, Nachträge zur Theorie der musikalischen Tonverhältnisse. 1855. 1 ℳ 20 ₰
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Methode z. Berechn. d. absol Störung. d. klein. Planeten. 1. Abhdlg. 1856. 5 ℳ
R. KOHLRAUSCH und W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere Zurückführung der Stromintensitäts-Messungen auf mechanisches Maass. 2. Abdruck. 1869 1 ℳ 60 ₰
H. D'ARREST, Resultate aus Beobachtungen der Nebelflecken und Sternhaufen. Erste Reihe. 1856. 2 ℳ 40 ₰
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 1. Abhdlg: Ueb. d. Mess. d. atmosph. Elektricität nach absol. Maasse. M. 2 Taf. 1856. 6 ℳ
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen II. Mit 13 Taf. 1857. 4 ℳ

VIERTER BAND. (VI. Bd.) Mit 29 Tafeln. hoch 4. 1859. brosch. Preis 22 ℳ 50 ₰.

P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Methode z. Berechn. d. absol. Störungen d. klein. Planeten. 2. Abhdlg. 1857. 4 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuchungen. 2. Abhdlg: Ueber die thermo-elektr. Eigensch. des Boracites. 1857. 2 ℳ 40 ₰.
— Elektr. Untersuch. 3. Abhdl.: Ueber Elektricitätserregung zwischen Metallen und erhitzten Salzen. 1858. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Theorie der Sonnenfinsternisse und verwandten Erscheinungen. Mit 2 Taf. 1858. 6 ℳ
G. T. FECHNER, Ueber ein wicht. psychophys. Grundgesetz u. dessen Beziehung zur Schätzung der Sterngrössen. 1858 2 ℳ
W. HOFMEISTER, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellentheilung wachsendem Endosperm. Mit 27 Taf. 1859. 8 ℳ

FÜNFTER BAND. (VII. Bd.) Mit 30 Tafeln. hoch 4. 1861. brosch. Preis 24 ℳ

W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 4. Abhdlg.: Ueber das Verhalten d. Weingeistflamme in elektr. Beziehung. 1859 2 ℳ
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Meth. z. Berechn. d. absol. Störung. d. klein. Planeten. 3. Abhdlg. 1859. 7 ℳ 20 ₰.
G. T. FECHNER, Ueber einige Verhältnisse des binocularen Sehens. 1860. 5 ℳ 60 ₰.
G. METTENIUS, 2 Abhdlgen.: I. Beitr. z. Anatomie d. Cycadeen. Mit 5 Taf. II. Ueber Seitenknospen bei Farnen. 1860. 3 ℳ
W. HOFMEISTER, Neue Beitr. z. Kenntn. d Embryobildung d. Phanerogamen. II Monokotyledonen. Mit 25 Taf. 1861. 8 ℳ

SECHSTER BAND. (IX. Bd.) Mit 10 Tafeln. hoch 4. 1864. brosch. Preis 19 ℳ 20 ₰.

W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 5. Abhdl.: Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 1. Theil. 1861. 1 ℳ 60 ₰
Messungen über die Absorption der chemischen Strahlen des Sonnenlichtes. 1862. 1 ℳ 20 ₰.
P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn. d. in d. Mondtafeln angewandten Störungen. 1. Abhdl. 1862. 9 ℳ
G. METTENIUS, Ueber den Bau von Angiopteris. Mit 10 Taf. 1863. 4 ℳ 40 ₰.
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere über elektrische Schwingungen. 1864. 3 ℳ

SIEBENTER BAND. (XI. Bd.) Mit 5 Tafeln. hoch 4. 1865. brosch. Preis 17 ℳ

P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn. d. in d. Mondtafeln angewandten Störungen. 2. Abhdl. 1864. 9 ℳ
G. METTENIUS, Ueber die Hymenophyllaceae. Mit 5 Taf. 1864. 3 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Relationen einestheils zw. Summen u. Differenzen u. anderntheils zw. Integralen u. Differentialen. 1865 2 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 6. Abhdl.: Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 2. Theil. 1865. 2 ℳ 80 ₰.

ACHTER BAND. (XIII. Bd.) Mit 3 Tafeln. hoch 4. 1869. brosch. Preis 24 ℳ

P. A. HANSEN, Geodätische Untersuchungen. 1865. 5 ℳ 60 ₰.
— Bestimmung des Längenunterschiedes zwischen den Sternwarten zu Gotha und Leipzig, unter seiner Mitwirkung ausgeführt von Dr. Auwers und Prof. Bruhns im April des Jahres 1865. Mit 1 Figurentafel. 1866. 2 ℳ 80 ₰
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 7 Abhdl: Ueber die thermoelektr. Eigensch d Bergkrystalles. M. 2 Taf. 1866. 2 ℳ 40 ₰.
P. A. HANSEN, Tafeln der Egeria mit Zugrundelegung der in den Abhandlungen der K. S. Ges. d. Wiss. in Leipzig veröffentlichten Störungen dieses Planeten berechnet und mit einleitenden Aufsätzen versehen. 1867. 6 ℳ 80 ₰
— Von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1867. 6 ℳ

NEUNTER BAND. (XIV. Bd.) Mit 6 Tafeln. hoch 4. 1871. brosch. Preis 18 ℳ

P. A. HANSEN, Fortgesetzte geodätische Untersuchungen, bestehend in zehn Supplementen zur Abhandlung von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1868. 5 ℳ 40 ₰
— Entwickelung eines neuen veränderten Verfahrens zur Ausgleichung eines Dreiecksnetzes mit besonderer Betrachtung des Falles, in welchem gewisse Winkel vorausbestimmte Werthe bekommen sollen. 1869. 3 ℳ
— Supplem z d. geodät. Untersuch benannten Abhdlg., die Reduction d. Winkel eines sphäroid. Dreiecks betr. 1869. 2 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 8. Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. des Topases. Mit 4 Taf. 1870. 2 ℳ 40 ₰.
P. A. HANSEN, Bestimmung der Sonnenparallaxe durch Venusvorübergänge vor der Sonnenscheibe mit besonderer Berücksichtigung des im Jahre 1874 eintreffenden Vorüberganges. Mit 2 Planigloben. 1870. 3 ℳ
G. T. FECHNER, Zur experimentalen Aesthetik. 1. Theil. 1871 2 ℳ

---

*) Die eingeklammerten römischen Ziffern geben die Zahl des Bandes in der Reihenfolge der Abhandlungen beider Classen an

ÜBER DIE BEWEGUNGEN IN DEN HANDGELENKEN

VON

RUDOLF FICK,
A. O. PROFESSOR UND I. PROSEKTOR DER ANATOMIE IN LEIPZIG.

Des XXVI. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe
der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften

N° VI.

MIT 8 FIGUREN IM TEXT, 7 PHOTOGRAPHISCHEN UND 3 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER
1901.

Digitized by Google

Vorgetragen für die Abhandlungen am 4. Februar 1901.
Das Manuscript der Gesellschaft der Wissenschaften eingeliefert am 14. Januar 1901.
Den letzten Bogen druckfertig erklärt am 7. Juni 1901.

Digitized by Google

ÜBER DIE BEWEGUNGEN IN DEN HANDGELENKEN

VON

RUDOLF FICK,
A. O. PROFESSOR UND I. PROSEKTOR DER ANATOMIE IN LEIPZIG.

Inhaltsübersicht.

		Seite
	Einleitung	419—421
I.	Randbewegungen der Hand (Ulnar- bezw. Radialabduction)	421—463
	Mittelstellung und Normalstellung	421—425
	Winkel- und Entfernungsmessungen an X-Skiagrammen	425—427
	1. Seitliche Verschiebungen der Handwurzel bei den Randbewegungen	427—436
	a) Proximale Reihe	427—430
	b) Distale Reihe	430—431
	c) Mittelhand	431—433
	Folgerungen	433—436
	Besondere Dreieck- und Erbsenbeinbewegungen	436—437
	2. Volar-Dorsalbeugungen in der Handwurzel bei den Randbewegungen	437—445
	a) Proximale Reihe	438—441
	b) Distale Reihe	441—443
	Folgerungen	443—445
	3. Pro- bezw. Supinatorische Drehungen in der Handwurzel bei den Randbewegungen	445—450
	Folgerungen	450
	Mechanische Zusammenfassung der Capitel 1—3	450—456
	Wirkung der Hauptmuskeln für die beiden schrägen Handgelenkaxen	456—460
	Bewegungsvorgang bei den Randbewegungen der Hand unter Berücksichtigung der bewegenden Kräfte	460—463
II.	Dorsal-Volarbeugung der Hand	463—465
III.	Uebersicht über die Gesammtbeweglichkeit der Hand	466—467
	Tafelerklärung	468

Angesichts der ungemein häufigen Durchleuchtungen der Hand mit X-Strahlen von Aerzten und Anatomen sollte man eigentlich erwarten, dass der Bewegungsmechanismus der Handgelenke dadurch vollkommen aufgeklärt sei. Nichts weniger als das — widersprechen sich doch die Angaben selbst derjenigen Autoren, die sich derselben Methode, eben der Durchleuchtung und Skiagraphie bedient haben, wie Bryce[1]), Zuckerkandl[2]), H. Virchow[3]), Bühler[4]) und Lyklama.[5]) Zuckerkandl z. B. hat auf Grund seiner Durchleuchtungen bei den Seitenbewegungen der Hand eine erhebliche Seitenbewegung der I. (proximalen) Handwurzelreihe angenommen, Bühler kam auf demselben Wege zu dem Schluss, dass keine wesentliche seitliche Verschiebung der 1. Reihe dabei auftrete. Bühler glaubt den Widerspruch dadurch erklären zu können, dass die Bewegungen an der jugendlichen, von Zuckerkandl untersuchten Hand weniger exact ablaufen, als an Bühler's eigener Hand. Ich muss offen gestehen, dass ich nicht an eine solche Unexactheit der Bewegung jugendlicher Hände glaube, sondern annehme, dass die Widersprüche auf der Complicirtheit der Handbewegungen überhaupt und vor allem auf der Schwierigkeit der anatomischen Deutung der Skia-

---

1) Bryce, T. H., On certain points in the anatomy and mechanism of the wrist joint reviewed in the light of a series of Röntgen ray photographs of the living hand. Journ. Anat. Phys. Bd. 31, 1896, S. 59.

2) Zuckerkandl, E., Notiz über den Mechanismus des Handgelenkes. Im Anat. Anz. 13. Bd. 1897. S. 120—124. Mit 3 Textabbildg.

3) Virchow, H., Röntgenaufnahmen d. Hand. In Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1898. S. 79—85. Derselbe, Röntgenaufnahmen d. Hand. In: Ebenda S. 90—96. Derselbe, Das Skelett der ulnarwärts abducierten und radialwärts abducierten Hand. In: Ztschr. f. Morpholog. u. Anthropol. Bd. 1. Heft 3. S. 453—482. Mit 12 Textabbildg. 1899.

4) Bühler, A., Das Verhalten d. Carpalknochen bei den Seitenbewegungen d. Hand. In: Anat. Anz. Bd. 16. 1899. S. 223—229. Mit 3 Textabbildg.

5) H. J. Lyklama à Nijeholt, De onderlinge Verhouding der Beenderen van den Voorarm en van den Handwortel by verschillende Standen van der Hand. Inaug. Diss. Leiden 1900. Mit 10 Radiographien u. 34 Textfiguren.

gramme beruhen. HANS VIRCHOW hat das Verdienst, auf letzteren Umstand zuerst unter den Anatomen gebührend hingewiesen zu haben. Er ist es auch, der es zuerst unternommen hat, aus den Skiagrammen mit Hülfe perspectivischer Construction und seiner „Gefrierskelette" die wahre Lage der Knochen zu construiren. Durch die Liebenswürdigkeit des Autors, der seinerzeit die Güte hatte, mir die Skiagramme und Constructionsbilder zur Ansicht zu senden, wurde ich in die glückliche Lage versetzt, die in den angegebenen Abhandlungen niedergelegten Messungsergebnisse mit den höchst interessanten Bildern vergleichen zu können. HANS VIRCHOW hat auch die für jede gründliche skiagraphische Untersuchung selbstverständliche Forderung erfüllt, das Object nicht nur in einer, sondern in verschiedenen Richtungen zu durchleuchten. Er hat nämlich Skiagramme von der Hand bei dorso-volarer und bei radio-ulnarer Durchleuchtung durch Herrn Stabsarzt LAMBERTZ anfertigen lassen und einer eingehenden Untersuchung und constructiven Interpretation unterworfen. HANS VIRCHOW bekämpft ebenso wie ZUCKERKANDL entschieden HENKE's und LANGER's Darstellung der Handbewegungen. Da ich nun für v. BARDELEBEN's Handbuch die Anatomie und Mechanik der Gelenke zu bearbeiten habe, so trat an mich die Aufgabe heran, mir ein eigenes Urtheil darüber zu bilden, wer von den Autoren Recht habe und wer Unrecht, selbst auf die Gefahr hin, den von mir bereits seit 2 Jahren für das Handbuch niedergeschriebenen Abschnitt verändern zu müssen. Die Lösung dieser Aufgabe wurde mir ermöglicht durch die Liberalität des Herrn Geheimrath HIS, der diesem Bedürfniss bei meinen Gelenkuntersuchungen entgegenkommend ein Röntgenkabinet im anatomischen Institut einrichten liess. Ganz wesentlich wurde aber meine Untersuchung auch gefördert durch die vollendete skiagraphische Technik des Herrn Lehrers C. WÜEST in Aarau[1]) und sein verständnissvolles Eingehen auf meine Wünsche und die ihm von mir gemachten Vorschläge für die einzelnen Aufnahmen. Indem ich so meine Aufnahme- und Durchleuchtungsresultate an seinen mustergültigen Bildern controlliren konnte, glaube ich die bisherigen Widersprüche zum Theil erklären und versöhnen, manche Angaben berichtigen und, soweit

1) Vergl. W. HIS u. R. FICK: X-Photogramme von CONRAD WÜEST in Aarau, briefl. Mittheilg. a. d. Herausgeber. In: Anat. Anz. Bd. 16. 1899, S. 239.

es mit den jetzigen Hilfsmitteln möglich ist, auch den Mechanismus der Haupthandbewegungen des Lebenden klarstellen zu können.

I. Randbewegungen der Hand.

(Ulnar- bezw. Radialabduction.)

Die Hauptstreitfrage ist der Hergang bei den Rand- oder Seitenbewegungen der Hand, den sog. Radial- und Ulnarabductionen. Henke[1]) (nicht Beaunis und Bouchard, wie Corson meint) hat bekanntlich im Jahre 1859 in einer aus Ludwig Fick's Institut in Marburg hervorgegangenen Arbeit den Satz aufgestellt, dass den beiden Handwurzelreihen zwei verschiedene, sich kreuzende Hauptaxen zukommen. Beim 1. Handgelenk liege die Axe so, dass mit der Volarbeugung eine Radialabduction verbunden sei, beim 2. Handgelenk aber umgekehrt so, dass bei ihm mit der Dorsalbeugung der 2. Reihe eine Radialabduction verbunden ist. Dementsprechend könne die reine Radialabduction nur ausgeführt werden, wenn die erste Reihe volarwärts, die zweite aber dorsalwärts gebeugt werde. Sehen wir zu, ob diese an der Leiche gewonnene Anschauungsweise für die lebende Hand berechtigt ist, oder wie H. Virchow annimmt, nur eine „wesentlich durch Deduction gewonnene Theorie" ist, welcher der „genügend gesicherte Boden der Thatsachen fehlt".

Mittelstellung und Normalstellung.

Bevor wir uns zur genaueren Besprechung der sich bei den verschiedenen Handbewegungen abspielenden Bewegungsvorgänge wenden, ist es natürlich nöthig, eine Verabredung über eine bestimmte Ausgangsstellung zu treffen, auf die wir die übrigen Stellungen beziehen wollen. Dass die Aufstellung einer derartigen „Normalstellung" eine dringende Nothwendigkeit ist, geht aus den Widersprüchen der Autoren betreffs des Umfanges der verschiedenen Handbewegungen hervor. So sagt z. B. Bühler a. a. O. S. 223 ohne Präcisirung einer bestimmten Ausgangsstellung „die Bewegungsmöglichkeit nach der ulnaren Seite hingegen ist bei gestreckter Hand nicht gross" und S. 227: „Wie

1) W. Henke, Über die Bewegung der Handwurzel. In: Ztschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 7. 1859.

Digitized by Google

die radiale Bewegung der gestreckten Hand überhaupt eine grössere Excursionsbreite aufweist . . .", während die meisten Autoren das Umgekehrte behaupten. Die verschiedenen Autoren haben eben offenbar verschiedene Ausgangsstellungen im Sinn. BÜHLER z. B., seiner Fig. 1 nach zu urtheilen, eine etwa um 6° gegen unsere Normalstellung (s. u.) ulnar abducirte.

Wir könnten als Ausgangsstellung die „Mittellage" oder „Mittelstellung" des Handgelenkes verwenden, die von den Hauptendlagen gleich weit entfernt ist, d. h. die Stellung, von der aus man die Hand gleich weit volar wie dorsal beugen, ebensoweit ulnar wie radial abduciren kann. Wenn H. VIRCHOW dieser Lage vorwirft, dass sie „durchaus nichts Charakteristisches in mechanischem Sinne" habe, so muss ich bekennen, dass ich in der ihr zur Last gelegten Charakterlosigkeit gerade das besonders charaktervolle im mechanischen Sinne finde. Die „Mittelstellung" ist in der That bei jedem Gelenk in mechanischer und praktischer Beziehung eigentlich die wichtigste und interessanteste Stellung. Es ist die Stellung, bei der die Mittelpunkte der betreffenden Gelenkoberfläche sich gerade gegenüber stehen, bei der kein Theil der Kapsel gespannt d. h. verdreht ist, bei der die Kapsel infolgedessen den grössten Rauminhalt besitzt und in die sich daher bekanntlich das Gelenk bei einem Erguss in dasselbe von selbst einstellt oder vom Patienten instinctiv bezw. durch Reflexbewegungen eingestellt wird. Es ist auch, wie ich glaube, gewissermassen die Gleichgewichtslage des Gelenkes gegenüber den dasselbe beeinflussenden Kräften (Muskelkräfte, Schwerkraft u. s. w.). Für das Handgelenk ist diese Stellung, wie die Untersuchung von BRAUNE und FISCHER[1]) am Präparat ergeben hat, als eine leicht „volargebeugte und ulnarabducirte" in unserem Sinne (s. u.) zu bezeichnen. Diese „Mittelstellung" ist es, welche die Hand einnimmt, wenn die Längsaxe des Kopfbeines auf den Pol der Kugel (s. Fig. 1) hinzielt, auf der BRAUNE und FISCHER das Verkehrsgebiet der Handgelenke aufgezeichnet haben.[2])

1) W. BRAUNE u. O. FISCHER: Unters. ü. d. Gelenke des menschl. Armes. II. Teil. In: Abh. d. math.-phys. Cl. k. sächs. Ges. Wiss. Bd. XIV. S. 108—150.

2) Eine eigehendere Besprechung der in der Fig. 1 aufgezeichneten Excursionsgebiete habe ich in dem Ms. für mein Handbuch der Gelenklehre in K. v. BARDELEBEN's Sammelwerk gegeben. LYKLAMA's Schlüsse aus den Angaben von BRAUNE und FISCHER, durch die er sie ad absurdum führen will, sind durchaus missverständlich, was ich hier ausdrücklich feststellen möchte.

So wichtig und charakteristisch diese Stellung nun auch in mechanischer und pathologischer Beziehung ist, so wenig zweckmässig erscheint sie mir als Ausgangsstellung oder „Normalstellung", auf die sich leicht die übrigen Stellungen bezw. Bewegungen beziehen lassen. Ich glaube, die einzig zweckmässige, den Praktikern genehme und auch den Theoretikern annehmbare „Normalstellung"

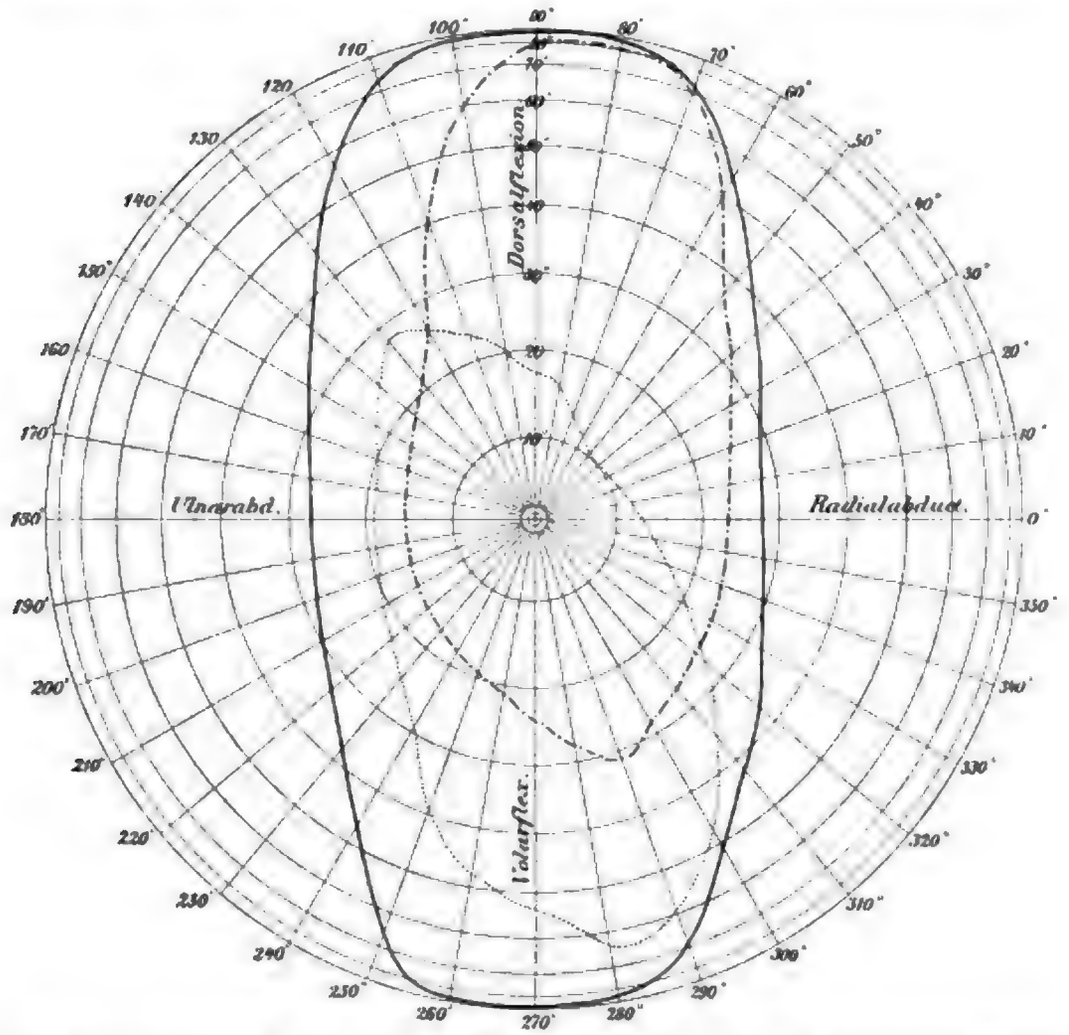


Fig. 1. Bewegungsumfang der Handgelenke auf einer Kugel aufgezeichnet nach W. Braune und O. Fischer.
Die schwarze Curve zeigt den Bewegungsumfang beider Handgelenke.
Die punktirte Curve zeigt den Bewegungsumfang des 1. Handgelenkes.
Die strichpunktirte Curve zeigt den Bewegungsumfang des 2. Handgelenkes.

ist jene, bei der die Längsaxe des III. Mittelhandknochens, die Längsaxe des Kopfbeines und die Längsaxe des Unterarmes in eine gerade Linie fallen bezw. einander parallel laufen, s. Taf. 1.[1]) Gerade die Röntgenbilder drängen uns meiner

1) Tafel Ib, IIb und IIIb sind Reproductionen nach Originalphotogrammen, die nach Umfahrung der wichtigen Ränder mit Tusche durch Cyankalilösung ausgewaschen wurden. Originalgrösse.

Digitized by Google

Meinung nach diese „Normalstellung" förmlich auf und lassen jede andere als gezwungen erscheinen. Ich hoffe daher, dass diese „Normalstellung" allgemeine Annahme findet, umsomehr als sie schon bisher von verschiedenen Autoren, allerdings meist stillschweigend, ohne nähere Präcisirung als Ausgangsstellung verwandt wurde. Der in der Definition enthaltene Begriff „Längsaxe des Unterarmes" ist freilich kein scharfer, ebensowenig wie bei irgend einem anderen Körpertheil. Man hätte darunter wohl eigentlich die „Mittellinie" oder „Seelenaxe" des Unterarmes zu verstehen, d. h. diejenige Linie, die die geometrischen Mittelpunkte aller in dorso-volarer Richtung durch den Vorderarm gelegter Querschnittebenen verbindet. Selbstverständlich liegen diese Mittelpunkte aber in Wahrheit gar nicht auf einer einzigen Geraden; das wäre vielmehr nur dann der Fall, wenn der Unterarm etwa eine genaue Kegelgestalt besässe. Wie es scheint, versteht man daher in stillschweigendem gegenseitigen Einverständniss unter der „Längsaxe" nicht die eigentliche „Mittellinie", sondern die Mittellinie des idealisirten, als abgestumpften Kegel betrachteten Unterarmes, eine Gerade, die wenigstens annäherungsweise der ersteren entspricht. Für eine strenge mechanische Analyse der Gelenkbewegungen ist natürlich die von OTTO FISCHER als „Längsaxe" der Glieder eingeführte „Verbindungslinie der Mittelpunkte des proximalen und des distalen Gelenkes des betreffenden Extremitätenabschnittes" zweckmässiger. (Die Unterarmlängsaxe OTTO FISCHER's ist also die Verbindungslinie zwischen der Mitte des Kopfbeines und der Mitte der queren Ellenbogengelenkaxe.) Unsere „Unterarmlängsaxe" läuft nach obiger Definition ungefähr gleichweit vom ulnaren und radialen Rand, sowie von der Dorsal- und Volarseite in proximo-distaler Richtung im Unterarm herab. Ihre Richtung stimmt (allerdings nur sehr ungenau) ungefähr mit der Verlaufsrichtung des untersten Abschnittes der Sehne des „langen Hohlhandmuskels"[1]) überein, die ja bei den meisten Individuen deutlich am Lebenden zu sehen ist. Ich möchte hervorheben, dass in der Handgelenkgegend die „Längsrichtung" des Unterarmes, der Speiche und der Elle selbst bei pronirter Stellung einander ungefähr parallel laufen. Man kann daher bei Untersuchung der Drehungen der Handwurzel gegen den Unterarm die Verschiebungen derselben

1) m. palmaris longus B. N. A.

statt auf die „Unterarmlängsaxe", geradezu auf die Längsrichtung des distalen Speichenendes beziehen, deren Lage noch einfacher aus dem X-Skiagramm festzustellen ist, als die Unterarmlängsrichtung. Diese „Längsaxe" des distalen Speichenendes ist der noch leichter im Bilde zu erkennenden „Ellenlängsaxe" vorzuziehen, weil die Veränderungen der Handlage zur Elle, z. B. Entfernungsveränderungen gewisser Punkte der Handwurzel von der Elle, unter Umständen durch Drehungen der Speiche, nicht durch Bewegungen im Handgelenk verursacht sein können. Die in unserer Definition der „Normalstellung" vorkommenden „Längsaxen des III. Mittelhandknochens und des Kopfbeines" sind natürlich auch keine ganz scharfe Begriffe. Unter der ersteren wird wohl jeder eine Linie verstehen, die man sich von der Mitte der Kopfoberfläche des III. Metacarp zur Mitte seiner Basisgelenkfläche gezogen denken kann. Unter der „Kopfbeinaxe" haben wir uns ebenso eine proximodistale Linie von der Mitte der distalen Kopfbeinbasis zur Mitte seiner Köpfchenoberfläche zu denken; meist läuft sie parallel der ulnaren Seitenfläche des Kopfbeines, wenn diese, wie so oft, gerade abgeschnitten ist; ist letztere Fläche ulnarwärts concav, wie es ja auch häufig vorkommt, dann läuft die Kopfbeinaxe parallel der Sehne, die diese ulnare Concavität des Kopfbeines überspannt.

Winkel- und Entfernungsmessungen an X-Skiagrammen.

Man könnte glauben, dass man die bei den Handbewegungen auftretenden Verschiebungen der Handwurzelknochen gegen die Speichenaxe aus den Richtungsänderungen ihrer „Längsaxen" gegen die Speichenlängsaxe im Skiagramm genau in Winkelgraden angeben könne, wie das z. B. Corson[1]) und Lyklama ohne Vorbehalt gethan haben.

Das ist aber durchaus nicht der Fall, weil die den betreffenden Winkel mit einander bildenden Linien, z. B. die Längsaxe des Kahnbeines und die Längsaxe der Speiche durchaus nicht genau in einer zur Projectionsebene parallelen Ebene liegen; die beiden Handwurzelreihen liegen ja nicht flach in „einer Ebene", sondern

1) Corson, Eugen R., An X-ray Study of the normal movements of the carpal Bones and Wrist. In: Proceed. Associat. Americ. Anatom. 11. Bd. New-York 1898. S. 67—90. 16 Abbildg.

bilden ein Gewölbe. Bei der Projection eines Winkels auf eine Ebene, die derjenigen Ebene, in der die beiden Winkelschenkel liegen, nicht parallel ist, wird ja der Winkel bekanntlich ein ganz anderer. Man denke nur an die perspectivische Projection eines Würfels (s. Fig. 2), bei der eine Anzahl der rechten Winkel zum Theil spitz, zum Theil stumpf werden, alle Winkel nämlich, deren Schenkel in einer zur Ebene des Papieres nicht parallelen Ebene liegen.

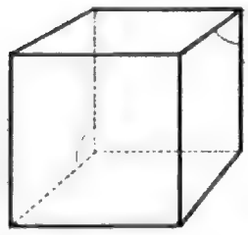


Fig. 2.

Bei den X-Skiagrammen liegt die Sache allerdings etwas anders: Nach guten Skiagrammen machen wir uns infolge der feinen Helligkeitsunterschiede u. s. w. auf Grund unserer Kenntniss der wahren Gestalt eine mehr oder weniger lebhafte körperliche Vorstellung der Knochen und können zur Beurtheilung der Verschiebung uns immer Linien in die sich gegen einander bewegenden Knochen hineindenken, die sich etwa parallel zur Projectionsebene bewegen. Freilich ist die körperliche Vorstellung eben infolge der projectiven Verzerrung und des Umstandes, dass die Helligkeitsunterschiede nicht nur von der Entfernung des betreffenden Punktes von der Lichtquelle bezw. der Platte, sondern hauptsächlich von der Knochendicke an der betreffenden Stelle abhängen, oft keine sehr genaue und richtige, sondern gewiss häufig eine täuschende, die stets der Controlle durch den Vergleich mit dem Präparat bedarf. Sehr vortheilhaft für die Identificirung der einzelnen Schatten im Bild erwies es sich mir, eine Skeletthand in der gleichen Stellung zu durchleuchten und mit dem Bild zu vergleichen. Ich kann diese „Methode", wenn ich so sagen darf, nicht warm genug empfehlen.

Ebenso trügerisch sind die Messungen der Entfernung bestimmter Punkte des Skiagramms von einander in den verschiedenen Gelenkstellungen. Selbstverständlich ist, wie auch LYKLAMA in seiner gründlichen Arbeit mit Recht hervorhob, für Messungen solcher Art die erste Vorbedingung, dass die Vorderarmknochen nicht mit bewegt werden, sodass ihre Schatten in allen Bildern sich genau decken. Trotzdem habe ich bei der Auswahl der Bilder zur Reproduktion mehr auf ihre Deutlichkeit als auf die strenge Erfüllung dieser Forderung gesehen, da von Genauigkeit bei den Messungen ja doch nicht die Rede sein kann. Denn auch an den besten Skiagrammen sind die einzelnen Ränder, Ecken und Punkte ent-

sprechend der Natur des Schattenbildes eines lebenden Knochens vor einer ausgedehnten Lichtfläche nicht absolut scharf und in den verschiedenen Aufnahmen nicht mit Sicherheit zu identificiren. Es lassen sich daher in den Schatten die gewünschten Linien und Punkte nicht so bestimmt definiren, dass man sie in allen Skiagrammen bestimmt wieder finden kann. Ja, es gelingt nicht einmal an einem und demselben Skiagramm genau dieselben Messpunkte und genau dieselben Richtungslinien zu ziehen, wenn man nach einiger Zeit an neuen Pausen mit „frischen" d. h. mit unbefangenen Augen von neuem an die Aufgabe herantritt. Deshalb sind alle aus X-Skiagrammen gefolgerten Entfernungs- und Winkelwerthe nur von sehr bedingtem Werthe. Trotzdem glaube ich, dass wir uns bei Beschränkung auf die Verwendung mit grösster Vorsicht gewählter geeigneter Linien und Punkte doch wichtige Schlüsse auf den Bewegungsmechanismus gestatten dürfen. Unerlässlich für manche Fragen ist die Durchleuchtung einzelner Knochen in den drei Hauptstellungen genau senkrecht zur Aufnahmeplatte. Nach diesen allgemeinen Betrachtungen wollen wir die mit Hilfe der X-Strahlendurchleuchtung festzustellenden Bewegungsvorgänge bei den Randbewegungen der Hand im Einzelnen untersuchen.

1. Seitliche Verschiebungen der Handwurzel bei den Randbewegungen.

Ueber die seitlichen Verschiebungen der Handwurzelknochen geben uns natürlich dorso-volare Durchleuchtungen d. h. „Flächenbilder" der Hand am besten Aufschluss.

a) Proximale Reihe. α) Kahnbeinschatten.

Zuckerkandl stellte mittelst der Durchleuchtungsmethode fest, dass bei der Ulnarabduction der Hand der radiale Theil des Schattens der proximalen Kahnbeingelenkfläche radial vorwärts von der Speiche freiliegt, während bei Radialabduction der Hand die ganze proximale Kahnbeingelenkfläche der Speiche anliegt. Auch Bühler (der übrigens die Ulnarabduction bei supinirter, die Radialabduction aber bei pronirter Hand untersucht zu haben scheint) giebt an, dass sich der vordere Rand der proximalen Gelenkfläche des Kahnbeines bei der Ulnarabduction um $^1/_2$ cm radialwärts verschoben hat (gegen seine Mittelstellung). Auch meine eigenen Bilder und die nach meinen Angaben von Herrn

Digitized by Google

C. WÜEST in Aarau angefertigten Bilder zeigen diese seitliche Verschiebung auf's Deutlichste (vgl. Tafel II und III, die übrigens nicht maximale Randbewegungen darstellen). Ferner zeigt sich bei der Durchleuchtung auf dem Fluorescenzschirm und auf den Skiagrammen sehr auffällig, worauf bisher noch nicht aufmerksam gemacht wurde, dass die distalen Theile des Kahnbeines eine umgekehrte Verschiebung erfahren wie die proximalen, indem sie bei der Ulnarabduction ellenwärts, bei der Radialabduction speichenwärts wandern. Am besten erkennt man es (vgl. Taf. IIb und IIIb) am Verhalten des Schattens der distalen ulnaren Ecke des Kahnbeines; diese steht bei Radialabduction ein paar Millimeter speichenwärts von der verlängerten Längsaxe des untersten Speichenendes, bei Ulnarabduction hingegen rückt sie ellenwärts, eventuell bis zur Speichenlängsaxe vor.

β) Mondbeinschatten. Nach ZUCKERKANDL ist bei Ulnarabduction der Hand das Mondbein radialwärts über die Spalte zwischen Speiche und Elle hinweg verschoben, während es bei der Radialabduction der Hand so weit ulnarwärts wandert, dass sein ulnarer Rand fast vor die Mitte des Ellenköpfchens zu stehen kommt. (Dass das Mondbein in den mittleren Stellungen der Hand nicht nur mit der Speiche, sondern zur Hälfte mit der Bandscheibe[1]) artikulirt, sprach übrigens schon HENLE (Bänderlehre S. 85) aus.) H. VIRCHOW giebt die Verschiebung des Mondbeines bei der Ulnarabduction auf 8 mm an. Nach BÜHLER ist die Verschiebung des ulnaren Mondbeinrandes beim Uebergang aus der Radialabduction der Hand in die Ulnarabduction sogar 11 mm. Der radiale Mondbeinrand soll sich nach BÜHLER „kaum" verschieben, das Mondbein soll sich vielmehr um die „Längsaxe" drehen. Mit letzterem Ausdruck meint BÜHLER wohl die proximo-distale Axe durch die Mitte des Mondbeinkörpers. Eine solche Drehung kann aber nun und nimmermehr eine Verschiebung des ulnaren Randes um mehr als 1 cm bewirken, während der radiale stehen bleibt. Uebrigens zeigt das von BÜHLER abgebildete, wie es scheint, um etwa $^1/_3$ verkleinerte Skiagramm eine Verschiebung des radialen Mondbeinrandes um 2 mm; in Wahrheit werden es demnach auch bei BÜHLER's Aufnahmen immerhin etwa 3 mm sein, also sicher keine gänzlich zu vernachlässigende Seitenverschiebung (vgl. auch

1) Discus articul. B. N. A.

unter γ). Meine eigenen Messungen an verschiedenen Händen ergeben eine Verschiebung des ulnaren Mondbeinrandes um etwa 10 mm und eine solche des radialen um etwa 8—9 mm (vgl. S. 435 unten).

γ) Dreieckbeinschatten. Zuckerkandl macht über die Seitenverschiebung des Dreieckbeinschattens keine directen Angaben. Aus seiner, wie es scheint, auf ungefähr $^3/_4$ der wahren Grösse verkleinerten Abbildung scheint mir der Schluss erlaubt, dass in seinem Originalskiagramm die seitliche Verschiebung der Kante zwischen radialer und proximaler Gelenkfläche des Dreieckbeines etwa 4 mm betragen wird. H. Virchow macht ebenfalls über die Seitenverschiebung des Dreieckbeines keine directen Angaben. Auch Bühler giebt keine Maasse dafür, erwähnt die Verschiebung aber und zwar als eine Consequenz davon, dass das Dreieckbein „der Bewegung des Lunatum" folge. (Vielleicht dürfen wir das als ein Zugeständniss Bühler's auffassen, dass doch das ganze Mondbein, nicht etwa nur sein ulnarer Rand eine wirkliche Seitenverschiebung erfährt.) Bühler's Abbildung lässt auf eine Seitenbewegung der erwähnten Kante um fast denselben Betrag wie bei Zuckerkandl schliessen. Meine Messungen an verschiedenen Händen ergeben eine Verschiebung von ungefähr 9 mm.

δ) Erbsenbeinschatten. Weder Zuckerkandl, noch Virchow oder Bühler haben die Seitenverschiebung des Erbsenbeinschattens bestimmt. Nach meinen Messungen beträgt dieselbe im Mittel etwa 8 mm. Während in der radialabducirten Stellung der Hand die Erbsenbeinmitte etwa in der Verlängerung der Ellenaxe liegt, liegt sie in der ulnarabducirten Stellung beträchtlich ellenwärts von ihr (s. S. 435).

Winkelmessungen. Wie auf S. 425 f. auseinandergesetzt wurde, haben alle Schlüsse aus Winkelbestimmungen in den Skiagrammen nur einen sehr bedingten Wert. Von den Knochenschatten der ersten Reihe eignet sich der des Mondbeines noch am besten zur Winkelmessung. Man nimmt am zweckmässigsten den proximodistalen „Längs-Durchmesser" oder einen der seitlichen Ränder als Richtungslinie. Für Messungen der Kahnbeinbewegungen empfiehlt es sich, die ulnare Ecke des distalen Kahnbeintheiles mit der distalen Ecke der Verbindungsfläche für das Mondbein durch eine Linie zu verbinden (s. Tafel 1b). Beim Dreieckbein nimmt man den „Längsdurchmesser" oder den radialen Rand seines Schattens.

Digitized by Google

Eine gewissenhafte Kritik meiner zahlreichen Messungen lehrte mich aber, dass keine dieser Linien wirklich genaue und zuverlässige Resultate ergiebt. Wir können durch Winkelmessungen an diesen Linien gegenüber der „Unterarmlängsaxe" nur ein ganz ungefähres Bild von den Verschiebungen der ersten Reihe gegenüber dem Unterarm erhalten.

Eines zeigte sich aber bei allen Messungen, dass die Seiten-Drehung der Schatten der 1. Reihe beim Uebergang der Hand aus der Normalstellung in die Radialabduction nur eine sehr geringe ist, kaum mehr als 5° beträgt, während die Drehung aus der Normalstellung in die Ulnarabduction etwa gegen 15° betragen mag. Die gesammte Seiten-Drehung der Knochenschatten der 1. Reihe beträgt also etwa gegen 20°.

b) Distale Reihe.

Ueber die seitlichen Verschiebungen der Knochen der 2. Reihe liegen von den letztgenannten Autoren keine Angaben vor.

α) Trapezbeinschatten.[1]) Nach meinen Messungen verschiebt sich die Mitte des dorsoradialen Randhöckers des Trapezbeines beim Uebergang aus äusserster Radial- zu äusserster Ulnarabduction um etwa 18 mm ulnarwärts.

β) Trapezoidbeinschatten.[2]) Die ulno-distale Kante des Trapezoidbeines, d. h. die Kante zwischen der Trapezoidgelenkfläche für den II. Mittelhandknochen und der Trapezoidgelenkfläche für das Kopfbein steht meinen Bestimmungen zufolge bei äusserster Radialabduction etwa 9 mm radialwärts von der Längsaxe des unteren Speichenendes, bei äusserster Ulnarabduction aber um etwa 5 mm ulnarwärts davon, hat also im Schattenbild eine seitliche Verschiebung um ungefähr 14 mm erfahren.

γ) Kopfbeinschatten. Auf den ersten Blick erkennt man aus den Skiagrammen, dass das distale Kopfbeinende sich bei Ulnarabduction ellenwärts, das proximale Ende aber speichenwärts verschiebt, während gewisse Theile des Kopfbeines fast stehen bleiben. Die radiale Verschiebung der Mitte der proximalen Kopfbeinfläche beträgt auf meinen Bildern meist kaum $^1/_2$ cm, die ellenwärts gerichtete Verschiebung des distalen Kopfbeinendes hingegen meist etwa 12 mm.

---

1) os multangul. maj. B. N. A.

2) os multangul. min. B. N. A.

Die Verschiebung der distalen Kopfbeintheile ist viel bedeutender als die gleichsinnige des distalen Kahnbeinendes (s. S. 435). So erklärt es sich, dass bei der Radialabduction der Schatten des Kopfbeines den des Kahnbeines nicht nur einholt, sondern überholt und ihn ein ganzes Stück weit (ca. 4 mm) überlagert (s. Tafel II und III). Dieser Umstand ist meiner Meinung nach bisher noch nicht genügend beachtet. Freilich beruht diese eigenthümliche Erscheinung offenbar zum Theil auf einer anderen Drehung des Kahnbeines (s. S. 449). Auch zwischen Kopf- und Trapezoidbeinschatten findet eine Verschiebung statt, indem der Trapezoidbeinschatten bei der Ulnarabduction tiefer proximalwärts in den Kopfbeinschatten eintaucht. Diese Verschiebung beider Schatten gegeneinander hat mit der Seitwärtsdrehung nichts zu thun, sie wird vielmehr erklärt durch eine auf S. 441 besprochene Klaffbewegung des Trapezoidbeines bei der Ulnarabduction (s. a. S. 443).

d) Hakenbeinschatten. Das proximale Ende des Hakenbeines, z. B. die proximale Kante zwischen seiner Gelenkfläche für das Kopfbein und der Gelenkfläche für das Dreieckbein verschiebt sich bei den Randbewegungen der Hand nur ganz wenig (1—2 mm) in seitlicher Richtung und zwar bei der Ulnarabduction speichenwärts. Der distale Vorsprung des Hakenbeines (zwischen IV. u. V. Mittelhandknochen) bewegt sich hingegen um nicht weniger als fast 2 cm ellenwärts, wenn die Hand aus voller Radialabduction in äusserste Ulnarabduction bewegt wird.

Winkelmessungen: Die Winkelmessungen sind hier wohl etwas zuverlässiger, soweit es sich um Messungen an den proximodistalen Durchmessern des Kopf- und des Hakenbeines handelt.

Ich erhielt fast immer als Drehungswinkel beim Uebergang aus äusserster Radialabduction in äusserste Ulnarabduction etwa 55°. Davon kamen auf die Radialabduction im engeren Sinn (d. h. von der Normalstellung aus) nur ungefähr 15° (bis 20°), auf die Ulnarabduction 35° (bis 40°). Die Drehung des Kopfbeines gegen das Mondbein schien bei der Radialabduction i. e. S. (d. h. von der Normalstellung aus) etwa gegen 10°, bei der Ulnarabduction aber gegen 25° zu betragen.

c) Mittelhandschatten.

Zuckerkandl, Virchow und Bühler haben nur die Bewegungen des I. oder II. und des V. Mittelhandknochens gegen den Griffel-

Digitized by Google

fortsatz der Speiche bezw. das Ellenköpfchen hin oder von ihm weg gemessen. Die Basis des Daumenmittelhandknochens eignet sich übrigens sowohl wegen der selbstständigen Beweglichkeit als auch wegen ihrer abgerundeten Formen im Skiagramm nicht zur Messung.

α) II. Mittelhandknochenschatten. Einen guten Anhaltspunkt giebt hingegen die scharfe Ecke ab, die sich an der Basis des II. Mittelhandknochens im Bilde bemerkbar macht, zwischen dem radialen Schaftrand und der gegen den Daumen hin gewendeten Fläche seiner Basis. Diese Ecke verschiebt sich bei ausgiebigster Ulnarabduction um fast 3 cm (27 mm) ellenwärts. ZUCKERKANDL giebt, wie bemerkt, nicht die reine Seitenverschiebung, sondern die Bewegung der Basis des I. Mittelhandknochens auf den Speichengriffelfortsatz hin bezw. von ihm weg auf 1,2 cm an. H. VIRCHOW fand die Bewegung der „radialen Ecke an der Basis metacarpi II", gegen den Griffelfortsatz der Speiche 2,15 cm.

β) V. Mittelhandknochenschatten. Der ulnare Randhöcker des V. Mittelhandknochens verschiebt sich bei voller Ulnarabduction um etwa 2 cm rein ellenwärts. Die Bewegung der Basis des V. Mittelhandknochens gegen den Griffelfortsatz der Elle beträgt nach ZUCKERKANDL 1,7 cm; VIRCHOW bestimmte die Wegstrecke der „Kante zwischen den beiden Facetten an der Basis metacarpi V." gegen den Griffelfortsatz der Elle auf 3,4 cm.

Winkelmessungen. Auch hier ergiebt die Winkelmessung ganz befriedigende Resultate, da die Richtung der „Längsaxe" des III. Mittelhandknochens bei allen Schattenbildern leicht zu bestimmen ist. Bei den Randbewegungen gewöhnliches Umfanges erhält man für die Drehung des III. Mittelhandknochens etwa dieselben Zahlen wie für die Drehung des Kopfbeines, also etwa 15° für die Radialabduction i. e. S. (d. h. von der Normalstellung aus) und gegen 40° für die Ulnarabduction. Bei möglichst starker Kantenbewegung der Hand beträgt der Ausschlag des III. Mittelhandknochens aber noch etwa 10° mehr als der des Kopfbeinschattens. Davon kommen etwa 3° auf Vermehrung der Radialabduction, etwa 7° auf Vermehrung der Ulnarabduction. Die ganze Seiten-Drehung des III. Metacarp gegen die Unterarmlängsaxe beträgt demnach bei angestrengter Randbewegung der Hand gegen 65°.

Diese Winkelmessungen im Skiagramm stimmen, wie sich jeder durch Messung der Bewegungen des eigenen Handrandes

gegen den Unterarmrand leicht überzeugen kann, mit der Wirklichkeit überein. Auch die von Braune und Fischer am Präparat vorgenommenen Messungen ergaben ganz entsprechende Werthe. Braune und Fischer fanden nämlich eine Gesammtseitenbewegung der Hand von 54° (s. Fig. 1 S. 423). Ihre Ausgangsstellung ist aber die wirkliche „Mittelstellung" (s. S. 422), deshalb bezeichnen sie von den 54° Totaldrehung 27° als „Ulnar-" und 27° als „Radialabduction" (s. Fig. 1). Die „Mittelstellung" der unseren Zahlen entsprechenden lebenden Hand liegt natürlich bei 27,5° des gewöhnlichen Gesammtbewegungsumfanges. Unsere „Normalstellung" theilt aber das ganze Gebiet von 55°, wie bemerkt, ungleich in etwa 15° Radialabduction und 40° Ulnarabduction. Unsere „Normalstellung" ist also, wie man sieht, um 12,5° radialabducirt gegen unsere „Mittelstellung". Bei Braune und Fischer's Präparat, das um 1° weniger Gesammtausschlag zeigte, wird die „Normalstellung" demnach wohl etwa 14,5° von der Grenzstellung bei Radialabduction und 39,5° von der Grenzstellung bei Ulnarabduction entfernt gewesen sein.[1]) Bei Bühler beträgt die Gesammtdrehung, seinen Figuren 2 und 3 nach zu urtheilen, etwa 49°. Seine Mittelstellung scheint etwa um 6° gegen unsere „Normalstellung" ulnarabducirt, also musste ihm der Umfang der Radialabduction um etwa 6° grösser erscheinen, als von meiner Normalstellung aus. Meine „Normalstellung" würde bei Bühler's Hand, seinen Abbildungen nach zu urtheilen, nämlich etwa 23° von der Grenzstellung bei Radialabduction und etwa 26° von der Grenzstellung bei Ulnarabduction entfernt liegen, während Bühler's Ausgangsstellung des Kopfbeines (l. c. Fig. 1) etwa 29° von der Grenzlage bei Radialabduction (l. c. Fig. 3) und nur 20° von der ulnarabducirten Grenzlage in seiner Fig. 2 entfernt ist.

Folgerungen:

Aus dem Vergleich der von uns nachgewiesenen Drehung des Schattens des III. Mittelhandknochens bezw. des Kopfbeines ergiebt sich uns, dass sich die Mittelhand bei den gewöhnlichen Randbewegungen der Hand nicht merklich gegen die

1) Die verschiedene Lage der „Mittel"- und „Normal"stellung bei den verschiedenen Autoren und ihre gegenseitigen Lagebeziehungen kann man sich an einem Centimetermaass leicht anschaulich machen, wenn man dessen Theilstriche als Grade betrachtet.

2. Carpalreihe verschiebt, dass also die Carpo-Metacarpalgelenke bei den gewöhnlichen Seitenbewegungen keine Rolle spielen können. Unsere Untersuchung lehrt vielmehr, dass in diesen Gelenken nur bei besonders starken Seitenbewegungen der Hand eine Seitendrehung stattfindet, deren Ausschlag etwa 10° betragen mag.

Ferner dürfen wir uns auch aus den Schattendrehungen der beiden Reihen, wenn auch nur mit gewissem Vorbehalt (s. S. 425 ff.) einige Schlüsse erlauben. So können wir aus den Messungen folgern, dass die Radialabduction im engern Sinn, d. h. von der Normalstellung aus überwiegend im 2. Handgelenk, d. h. im „Intercarpalgelenk" geschieht. Die Gesammtdrehung des Kopfbeines gegen die Speichenaxe (durch Summirung der Bewegungen der 1. und der 2. Reihe) beträgt nach der Radialseite hin nämlich etwa 15° (s. S. 431); die Drehung der 1. Reihe bei der Radialabduction im engern Sinn ist aber nur etwa auf 5° zu veranschlagen (s. S. 430), so dass die übrigen 10° von der 2. Reihe allein, durch Drehung der 2. gegen die 1. Reihe ausgeführt werden. Dieses Ergebniss passt auch wieder gut zu dem Befund von BRAUNE und FISCHER am Präparat, denn diese Autoren fanden, dass im 1. Handgelenk bei weitem weniger „Radialabduction" ausführbar ist, wie im 2. Handgelenk (s. Fig. 1 S. 423). Auch die Ulnarabduction geht offenbar zum grösseren Theil im 2. Handgelenk vor sich, doch ist der Unterschied nicht so bedeutend (25° : 15°).

Auch die Entfernungsmessungen drängen uns gewisse Schlussfolgerungen auf. Aus der Bewegung der verschiedenen Kopfbeintheile gegen die Unterarmlängsaxe, d. h. daraus, dass die proximalen Theile des Kopfbeines sich in der umgekehrten Richtung bewegen, wie die distalen, während gewisse Theile der „Längsaxe" des Kopfbeines gar keine merkliche Verschiebung erfahren, können wir auf's Klarste erkennen, dass der Schatten des Kopfbeines bei den Randbewegungen der Hand sich in der Bildebene um einen Punkt im Kopfbeinkopf herumdreht, um eine durch diesen Punkt senkrecht zur Bildebene stehende Axe. Der Weg, den der distale Endpunkt der Kopfbeinlängsaxe bei der Drehung beschreibt, ist meinen Messungen zu Folge etwa 2,4 mal so gross wie der, den der proximale Endpunkt der Kopfbeinlängsaxe beschreibt; daher muss der Drehpunkt die Kopfbeinlängsaxe im Verhältniss von 1 : 2,4 theilen.

Die Längsaxe des Schattens ist etwa 27 mm lang, also muss der Drehpunkt etwa 8 mm von der Köpfchenoberfläche und 19 mm von der distalen Kopfbeinbasis entfernt sein. Dieser Punkt entspricht aber thatsächlich ungefähr dem Krümmungsmittelpunkt der Kopfbeinköpfchenoberfläche auf dem Flächenbild. In der That ist es gerade diese Gegend der Kopfbeinlängsaxe, die sich am wenigsten bei den Randbewegungen der Hand verschiebt, sondern ihren Platz behauptet.

Wenn das Kopfbein selbst sich nun auch in Wahrheit um eine andere Axe dreht, als sein Schatten bei dorso-volarer Durchleuchtung, so geht aus diesem Verhalten doch hervor, dass sich die wirklich erfolgende Drehung zerlegen lässt in (2 oder mehrere) Drehungen, von denen die eine eben um eine durch den Krümmungsmittelpunkt des Kopfbeinköpfchens in dorso-volarer Richtung hindurchgehende Axe geschieht. Auch die Bewegungen der anderen Knochenschatten entsprechen dieser Drehung des Kopfbeinschattens. In der That drehen sich alle Punkte der Handwurzel, die proximal vom Köpfchenmittelpunkt liegen, umgekehrt, z. B. bei Ulnarabduction speichenwärts, wie die distal von ihm liegenden, die sich, je nach ihrer Lage (s. unten) mehr oder weniger ellenwärts drehen. Daher wandert z. B. auch das Erbsenbein, obwohl es der 1. Reihe angehört und der distale Kahnbeintheil bei der Ulnarabduction ellenwärts, nicht speichenwärts (s. S. 430). Dass dem so sein muss, davon kann man sich und andere in sehr einfacher und einleuchtender Weise überzeugen, wenn man sich die beiden Carpalreihen nach einem Skiagramm aus Papier ausschneidet, auf ein Skiagramm legt, der dorso-volaren Drehungsaxe entsprechend eine Nadel durch das Papiermodell sticht und nun um die Axe herumdreht. Man sieht an dem Modell sofort, dass sich bei der Ulnarabduction alle distal von der Drehungsaxe liegenden Punkte ellenwärts, alle proximal davon liegenden aber speichenwärts bewegen. Aus der Lage der dorso-volaren Drehungsaxe im Kopfbeinmittelpunkt erklärt sich auch in einfachster Weise der verschieden grosse Weg, den die verschiedenen Punkte der einzelnen Knochen, z. B. des Mondbeines, des Hakenbeines u. s. w. bei der Bewegung durchlaufen (s. S. 428 f. u. 431), denn je weiter ein Punkt von der Axe entfernt ist, einen um so grösseren Weg muss er bei der Bewegung beschreiben. Das ist auch der einfache Grund für die den

Autoren so auffällig erscheinende stärkere Verschiebung der Punkte des ulnaren Randes gegenüber denen des radialen Randes!

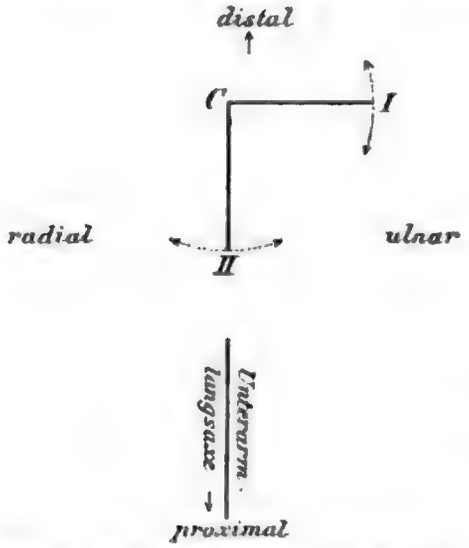


Fig. 3. Schema für die Bewegungen der Handwurzelpunkte in den Flächenbildern, d. h. in radio-ulnaren Ebenen mit proximo-distaler Ausdehnung. C = Durchschnittspunkt der dorso-volaren, senkrecht zur Ebene des Papiers laufenden Drehungsaxe für die „Seitenverschiebungen".

Es ist übrigens wohl zu beachten, dass bei der Drehung um den Köpfchenmittelpunkt durchaus nicht alle Punkte der Handwurzel „rein seitliche Verschiebungen" erleiden müssen, sondern manche erfahren dabei nur eine fast rein proximo-distale Verschiebung. Alle Punkte der Handwurzel nämlich, deren Radius zum Kopfbeinmittelpunkt (C in Fig. 3) in der Mittelstellung senkrecht auf der Unterarmlängsaxe steht (z. B. Punkt I in Fig. 3), bewegen sich bei ihrer Fortbewegung auf ihrem Bewegungskreis um den Köpfchenmittelpunkt herum, fast parallel der Unterarmaxe, d. h. in proximo-distaler Richtung oder umgekehrt. Alle Punkte der Handwurzel hingegen (z. B. Punkt II in Fig. 3), deren Radius (zur Köpfchenmitte) ungefähr dieselbe Richtung hat wie die Unterarmlängsaxe, bewegen sich auf ihrer Bewegungsbahn um die Kopfbeinmitte herum, annähernd quer zur Unterarmlängsaxe, d. h. radio-ulnarwärts und umgekehrt.

Besondere Dreieck- und Erbsenbeinbewegungen.

Der Augenschein und die Messungen am Dreieck- und Erbsenbein ergeben, dass diese beiden Knochen ausser den Verschiebungen, die aus der Drehung um den Kopfbeinmittelpunkt folgen, auch noch davon unabhängige Verschiebungen in proximo-distaler, das Erbsenbein auch in radio-ulnarer Richtung erleiden: Wir sehen nämlich (Tafel II u. III), dass das Dreieckbein durch die Ulnarproximalverschiebung des ulnaren Theiles der 2. Reihe bei der Ulnarabduction nicht nur der Mond- und Kahnbeinwegung folgend speichenwärts ausweicht, sondern zu gleicher Zeit eine als Parallelverschiebung aufzufassende proximalwärts gerichtete Gleitbewegung am Mondbein erfährt, die es etwas von der Kopfbeindrehungsaxe entfernt.

Digitized by Google

Beim Erbsenbein beträgt die Entfernung seines Mittelpunktes von der Hauptdrehungsaxe im Verlauf der Kantenbewegung der Hand über ½ cm. Während nämlich das Erbsenbein einerseits bei Ulnarabduction durch den direct auf dasselbe wirkenden Zug des ulnaren Handbeugers[1]) unabhängig von den anderen Knochen der 1. Reihe ganz nahe an das Ellenköpfchen herangezogen ist, wird es andererseits bei der Radialabduction durch den Zug des Erbsen-Haken- und des Erbsen-Mittelhandbandes gezwungen, der sich distal-radialwärts verschiebenden ulnaren Hälfte der 2. Reihe und Mittelhand zu folgen (s. a. S. 460ff.). Dadurch erfährt das Erbsenbein eine erheblich grössere proximo-distale und radio-ulnare Verschiebung, als es seiner Stellung zur Kopfbeindrehungsaxe entspricht. Damit stimmt auch die Thatsache überein, dass das Erbsenbein am Präparat den grössten Bewegungsumfang hat und keine gelenkige Verbindung mit der 2. Reihe aufweist. So steht es in mechanischer Hinsicht entschieden von den eigentlichen Handwurzelknochen abgesondert da und muss sich gefallen lassen, unter die „Sesambeine" gerechnet zu werden, trotz seiner edleren stammesgeschichtlichen Abkunft. (Vgl. auch v. Bardeleben Anat. Anz. Verh. Strassburg 1894.) Durch diese Verschiebungen wird die 1. Reihe bei der Radialabduction so zusammengeschoben, dass der von der Reihe gebildete Bogen deutlicher einem „Spitzbogen" ähnlich wird, während er bei Ulnarabduction breiter auseinandergezogen, mehr einem Rundbogen ähnlich ist.

2. Volar-Dorsalbeugungen in der Handwurzel bei den Randbewegungen der Hand.

Ueber die schon von Henke und auch von Braune und Fischer am Präparat festgestellten Volar-Dorsalbeugungen in der Handwurzel bei den Randbewegungen der Hand können selbstverständlich nur Durchleuchtungen und Skiagramme des Handgelenkes von der Seite her näheren Aufschluss geben. Zuckerkandl und Bühler erwähnen die seitliche Durchleuchtung überhaupt nicht, Corson und Lyklama haben sie nur bei Volar- und Dorsalflexion der ganzen Hand angewandt. Virchow hingegen hat mit grosser Mühe aus den nur sehr undeutlichen seitlichen Skiagrammen des Herrn Stabsarztes Lambertz auch über die bei den

1) m. flexor carpi uln. B. N. A.

Seitenbewegungen der Hand auftretenden Dorsal-Volarbeugungen der Handwurzelknochen in's Klare zu kommen gesucht.

Die Profilansichten zeigen, dass in der „Normalstellung" (s. z. B. Tafel IVa) die „Längsaxe" des III. Mittelhandknochens, des Kopfbeines und des untersten Speichenendes auch in dorso-volaren Ebenen mit proximo-distaler Ausdehnung annähernd in eine gerade Linie fallen oder wenigstens parallel verlaufen (Genauigkeit ausgeschlossen! s. S. 425ff.).

a) Proximale Reihe. H. VIRCHOW bestimmte den Winkel zwischen dem „längsten Kahnbeindurchmesser" und einer vom Proc. styl. radii zur Mitte der Basis des II. Mittelhandknochens gezogenen Linie in den 3 verschiedenen Stellungen (Ulnarabduction, Mittelstellung und Radialabduction). Dass diese Winkelmessung nicht nur, wie H. VIRCHOW angiebt, deshalb ungenau ist, „weil es nur einer etwas veränderten Stellung der Röhre oder eines geringeren Plus oder Minus von Abduction bedürfte, um das Ergebniss zu ändern", sondern deshalb, weil die beiden Schenkel des zu messenden Winkels nicht in der Projectionsebene liegen, wurde oben (s. S. 425ff.) auseinandergesetzt. Nach VIRCHOW's Messung führt das Kahnbein bei der Ulnarabduction der Hand eine Dorsalflexion von 45° aus; „das Mondbein dreht sich im selben Sinn, vom Dreieckbein ist gar nichts, von den Vieleckbeinen nichts genaues festzustellen". Die von Herrn C. WÜEST in Aarau auf meine Veranlassung hergestellten seitlichen Skiagramme lassen in der Normalstellung und in dorsal- oder volar-gebeugten Lagen (s. Tafel IVa u. VIa u. b) ohne besondere Construction die Conturen des Kahn-, Mond- und Kopfbeines zum Theil mit voller Schärfe erkennen und ich möchte diese Leistung des Herrn WÜEST geradezu für Meisterstücke der skiagraphischen Technik erklären; die Bilder sind so klar, dass sie sich vorzüglich zur Vorweisung in osteologischen und gewiss auch in chirurgischen Vorlesungen eignen. Schwieriger ist es, in reiner Radial- oder Ulnarabduction ohne jede Dorsal- oder Volarbeugung gute Profilbilder zu erhalten. Um die projective Verzerrung zu verringern, schien es mir vortheilhaft, Aufnahmen auf Films, die der Handwurzel angeschmiegt werden können, zu versuchen. Solche Filmaufnahmen ergaben wirklich bessere Resultate. Freilich bleibt auch dabei gerade bei reiner Ulnar- oder Radialabduction und in reiner Seitenansicht die gegenseitige Verdeckung der Knochen störend genug.

Digitized by Google

Mit dem gleichen Vorbehalt wie oben gebe ich auch hier die von mir ausgeführten Messungen und Winkelwerthe bei der Bewegung der Knochenschatten beim Uebergang der Hand aus äusserster Radialabduction in äusserste Ulnarabduction. Ich möchte übrigens nicht unterlassen, noch besonders zu betonen, dass die Messungen hier, namentlich am Kahnbein, das sehr schräg zur Bildebene steht, nur sehr unzuverlässige Resultate geben können. Die relativ zuverlässigsten Werthe versprechen das Mond- und das Kopfbein.

α) Kahnbeinschatten.

Der Schatten des Kahnbeinhöckers rückt bei der Ulnarabduction (vergl. Tafel IVb, Va u. b) um etwa 8 mm dorsalwärts, der Speichenlängsaxe entgegen, während der proximale Theil des Kahnbeines sich um fast $^1/_2$ cm volarwärts bewegt.

Auch an den skiagraphischen Flächenbildern der Hand macht sich die Volarbeugung des Kahnbeinschattens sehr deutlich bemerklich, nämlich durch die über $^1/_2$ cm betragende Verkürzung des Kahnbeinschattens bei der Radialabduction, die sogar an sonst technisch unvollkommenen Skiagrammen zu sehen ist. (Auch Zuckerkandl's Skizze zeigt die Verkürzung sehr auffällig.) Bühler ist die Kahnbeinverkürzung im Flächenbild der radialabducirten Hand und die daraus zu entnehmende Volarbeugung des Kahnbeines, wie es scheint, so auffällig vorgekommen, dass er darüber die in seinen eigenen Bildern so drastisch zum Ausdruck kommenden seitlichen Verschiebungen für „ganz unwesentlich" erklärte. Wie schon H. Virchow angegeben hat, lässt sich die Volarbeugung des Kahnbeines bei der Radialabduction der Hand mit dem Gefühl und wie ich hinzufügen möchte, mit dem Auge an der eigenen Hand erkennen. Am Besten ist meiner Meinung nach, das Vordrängen und Verschwinden des volaren Kahnbeinhöckers zu beobachten, wenn man die eigene Handgelenkgegend in „halber Pronationsstellung" von der radialen Seite aus im Profil betrachtet und betastet: Bei Ulnarabduction der Hand erscheint die Handgelenkgegend deutlich schlanker, der Daumenballen setzt sich gegen die Volarseite des Unterarmes scharf ab; bei Radialabduction hingegen ist der Uebergang vom Unterarm zur Hand plumper, die Rinne zwischen Daumen und Kleinfingerballen-Ursprung wird flacher, man sieht von der Wurzel des Daumenballens sich gegen die Palmarissehne einen Wulst vordrängen. Die Betastung lehrt, dass dem Wulst ein Knochenhöcker zu Grunde liegt, der nichts anderes

Digitized by Google

als der Kahnbeinhöcker sein kann. Bei Ulnarabduction fühlt man, dass sich der Höcker dorsal-distalwärts zurückzieht. Von einer Fühlbarkeit des Höckers in der „Tabaksgrube", wie sie BÜHLER angiebt, ist bei der volaren Lage des Kahnbeinhöckers natürlich nicht die Rede; was man dort fühlt, ist vielmehr der dorsale Theil des distalen Kahnbeinabschnittes, nicht die „Tuberositas".

Die beim Uebergang aus Radialabduction in Ulnarabduction eintretende Verschiebung des Kahnbeinhöckers bezw. seines Schattens distalwärts, kommt natürlich auch an den Seitenansichten drastisch zur Erscheinung. Sie beträgt hier über 1½ cm.

Die Drehung des Kahnbeinschattens gegen die Speichenaxe bei der Randbewegung der Hand beträgt etwa gegen 40° in meinen Bildern.

β) Mondbeinschatten. Dass der Mondbeinschatten ebenfalls eine Dorsalbeugung bei der Ulnarabduction erfährt, sieht man auf den Seitenansichten (s. Tafel IVb, Va u. b) auf den ersten Blick: bei der Radialabduction steht die nach vorn concave Mondsichel fast senkrecht zur Speichenaxe, bei Ulnarabduction aber schräg mit ihrem dorsalen Ende rückwärts (proximalwärts) umgekippt.

Die Dorsalbeugung des Mondbeinschattens bei der Ulnarabduction beträgt nach den seitlichen Skiagrammen etwa ebensoviel wie die des Kahnbeinschattens, nämlich gegen 40°, was LYKLAMA's Angaben gegenüber zu betonen ist.

Auch bei der Durchleuchtung von der Fläche kann man die Drehung des Mondbeinschattens sehr deutlich erkennen; man sieht, wie bei Radialabduction das dorsale Horn des Mondbeines sich nach vorn (distalwärts) bewegt, bei Ulnarabduction umgekehrt. Auf den Skiagrammen ist der Stellungswechsel ausserordentlich auffällig, die Verschiebung der beiden Mondbeinhörner beträgt etwa ½ cm. Wegen der ähnlichen Gestalt beider Hörner kann man sie aber leicht miteinander verwechseln, wie es thatsächlich bei den bisherigen Deutungen der Flächenbilder mehrfach geschehen ist; das zeigen namentlich die Abbildungen von CORSON und BÜHLER. Auch die Figg. 10 und 11 in H. VIRCHOW's 3. Abhandlung (trotz richtiger Angaben in seiner 2. Abhandlung S. 2) schliessen diese Missdeutung nicht aus; ein klares Bild davon giebt LYKLAMA.

An den vorzüglichen WÜEST'schen Skiagrammen (Tafel II u. III), bei denen die Dorsalseite der Hand auf der Platte lag, kann man sich mit aller Bestimmtheit davon überzeugen, dass das (der

photographischen Platte näher gewesene) scharf erscheinende dorsale schmälere, weniger abgerundete Horn bei Ulnarabduction proximal von der Kopfbeinkopfoberfläche steht, bei der Radialabduction hingegen sich ein paar Millimeter tief in den Kopfbeinschatten hineinschiebt.

γ) Dreieckbeinschatten. Dass auch das Dreieckbein die Dorsalbeugung des Kahn- und Mondbeines bei der Ulnarabduction mitmacht, erkennt man an den Profilbildern sehr klar an der Stellung seines dorsalen Randes, der bei Radialabduction (Taf. Va) fast parallel der Unterarmlängsaxe bezw. nur wenig schräg steht, bei Ulnarabduction (Taf. Vb) aber stark winklig geknickt zu ihr verläuft. In den Flächenbildern sieht man es sehr deutlich daran, dass der volare Rand des Dreieckbeines ein Stück weit in den Hakenbeinschatten hineindringt, während bei Radialabduction die Spalte zwischen Haken- und Dreieckbein stark klafft. Bei letzterer Bewegung findet eine Volarbeugung des Dreieckbeinschattens statt. (Bühler nennt die Drehung „Dorsalbewegung" des Dreieckbeines, was leicht zu Missverständnissen führen kann.)

b) Distale Reihe. α) Vieleckbeinschatten. H. Virchow sagt, das Stattfinden einer Dorsalbeugung der 1. Reihe bei der Ulnarabduction bedinge durchaus nicht eine Volarbeugung der 2. Reihe. Er giebt nämlich zwar zu, dass die ganze Hand in eine dorsalgebeugte Stellung käme, wenn bei Dorsalbeugung der 1. Reihe die Vieleckbeine in ihrer früheren Lage am Kahnbein verharrten, die sie in radialabducirter Stellung einnahmen. Er sagt aber, es fände bei der Ulnarabduction keine Volarbeugung der Vieleckbeine statt, sondern es träte ein Klaffen derselben gegen das Kahnbein auf der Dorsalseite ein (Fig. 4).

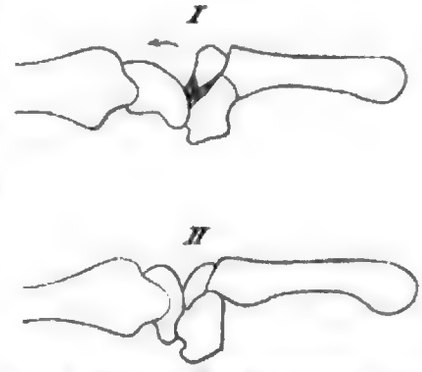


Fig. 4. Stellung der Vieleckbeine nach H. Virchow. I bei Ulnarabduction, II bei Radialabduction.

Ein solches Klaffen der Vieleckbeine ist in der That an allen Handgelenkpräparaten schon in der Mittelstellung festzustellen, wie bereits H. Meyer hervorgehoben hat und wie es auch H. Virchow's Gefrierskelette deutlich erkennen lassen. Uebrigens zeigen auch gute Skiagramme, namentlich am Trapezoidbein, ein Klaffen in Ulnarabduction, wie ein Vergleich der Tafel II und III, sowie der Tafel IVb gegen Vb zeigt. (s. a. S. 443.)

Aber diese Klaffbewegung ist im mechanischen Sinn nichts weiter als eine Volarbeugung der Vieleckbeine gegen das dorsalgebeugte Kahnbein, natürlich nicht um dieselbe quere Axe, um die sich das Kahnbein im Präparat dreht, sondern um eine weiter distal und volar liegende quere Axe. Ein vollständiges Klaffen der Vieleckbeine würde erzeugt, wenn die Axe gerade durch den unteren (volaren) Rand ihrer proximalen (für das Kahnbein bestimmten) Gelenkfläche hindurchginge. Das Klaffen ist aber kein ganz vollständiges, denn die Vieleckbeine rutschen bei der Ulnarabduction im Präparat mit ihrem Volartheil ein Stück weit am Kahnbein volar-proximalwärts. Sie führen also ausser der „Klaffbewegung" oder sozusagen „ausserordentlichen Volarbeugung" auch eine, die Dorsalbeugung des Kahnbeines compensiren helfende, gewöhnliche Volarbeugung um dieselbe quere Axe, wie das Kopfbein selbst, aus. Wird eine Bewegung der Vieleckbeine im Sinne des von H. VIRCHOW selbst in Fig. I eingezeichneten Pfeiles ausgeführt, d. h. das Klaffen ausgeglichen, so stehen die Vieleckbeine doch durchaus nicht mit denselben Kahnbeintheilen in Deckung wie in der Radialabduction, sondern mit weiter distal gelegenen, d. h. also, es hat in II eine Volarbeugung der Vieleckbeine gegen das Kahnbein stattgefunden, was H. VIRCHOW leugnet. Dass das auch an der intacten Leichenhand so ist, ergiebt der Vergleich von VIRCHOW's eigenen Abbildungen (Gefrierhand Fig. 4 u. 6), wenn man auf die untere, dem Kahnbein noch anliegende Ecke der proximalen Gelenkfläche des grossen Vieleckbeines achtet: Bei der Ulnarabduction (H. V's. Fig. 4) liegt diese Ecke des Vieleckbeines dem untersten („volarsten", wenn es erlaubt ist, so zu sagen) Theil der Kahnbeingelenkfläche an, bei der radialabducirten Hand (H. V's. Fig. 6) ist die Ecke um ein paar Millimeter dorsal-distalwärts gerutscht. Noch viel deutlicher wie die Abbildungen von VIRCHOW's Gefrierhänden weisen die WEST'schen Skiagramme der lebenden Hand auf eine Volarbeugung der Vieleckbeine bei der Ulnarabduction der Hand hin. Der Schatten des volaren Vorsprunges des Trapezbeines liegt bei der Ulnarabduction um weniger als 5 mm distalwärts vom volaren Vorsprung des Kahnbeinhöckers. Bei Radialabduction ist der Schatten des Trapezbeinhöckers aber distalwärts vom Kahnbeinhöcker weg verschoben, sodass er um fast 1 cm distalwärts von ihm absteht. Auch eine kleine Höhendifferenz ist zu bemerken, die aber auch zu einer anderen Drehung in Beziehung steht (s. S. 447).

Am Flächenbild lässt sich die Volarbeugung der beiden Vieleckbeine bei der Ulnarabduction sehr deutlich daran erkennen, dass dabei ihr dorsal-proximaler Rand an den distalsten Theil des Kahnbeines rückt, während er bei der Radialabduction ganz an die rauhe Diagonale (auf der Mitte der Dorsalseite) des Kahnbeines angedrückt ist. Beim kleinen Vieleckbein kommt die Klaffbewegung auch dadurch zum Ausdruck, dass bei der Radialabduction sein Volartheil weit distal von seinem dorsalen Rand liegt, bei der Ulnarabduction hingegen sich ihm proximalwärts annähert. Der Volartheil des Trapezoidbeines verschiebt sich auch selbständig etwas gegen das Kopfbein und zwar proximalwärts in dasselbe hinein, was ebenfalls als ein Beweis für die Klaffbewegung aufgefasst werden darf, wenn ein Stellungswechsel der Lichtquelle mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann.

β) Kopfbeinschatten. Beim Kopfbein, dessen Volarbeugung bei Ulnarabduction H. Virchow nicht erwähnt, könnte natürlich von einem beträchtlichen Klaffen gegen das Mondbein überhaupt keine Rede sein, es muss sich, wie jedes Präparat lehrt, in seiner Mond- und Kahnbeinpfanne um dieselbe quere Axe drehen, wie Kahn- und Mondbein selbst, aber natürlich im umgekehrten Sinne, wenn anders nicht eine Dorsalbeugung der ganzen Hand erfolgen soll. Dem entsprechen die Skiagramme der lebenden Hand durchaus: Wir sehen, dass es seine Stellung gegen Unterarm beibehält (s. S. 448), gegen die 1. Reihe aber verändert. Bei Radialabduction schliesst nämlich der volargebeugte Kahnbeinschatten mit dem dorsalgebeugten Kopfbeinschatten einen um etwa 30°—40° grösseren Winkel ein, als bei Ulnarabduction, denn dabei ist der distale Kahnbeintheil in die Höhe gegangen, der proximale Kahnbeintheil hinunter (v. Taf. IVb u. Va u. b).

γ) Hakenbeinschatten. Das Hakenbein verhält sich natürlich ähnlich (s. Taf. Va). Eine klare Aufnahme in Ulnarabduction war nur auf einem Film möglich, wurde aber nicht reproducirt. H. Virchow hat übrigens die bei der Radialabduction auftretende, längs einer „schraubenförmigen" Führungslinie am Dreieckbein erfolgende Dorsalbeugung des Hakenbeines treffend geschildert.

Folgerungen.

Die Messungen an den Profilbildern der Handwurzel in den verschiedenen Stellungen zeigen, dass die beiden Reihen bei den

Randbewegungen der lebenden Hand eine entgegengesetzte Drehung erfahren, indem die proximale Reihe bei der Radialabduction volar, die distale Reihe dorsal gebeugt wird, gerade so wie es die Leichenpräparate erwarten lassen. Ferner sehen wir, dass die Drehung aller Knochenschatten in der Bildebene ungefähr um ein und dieselbe Axe vor sich geht, die etwa durch den Krümmungsmittelpunkt der Kopfbeinoberfläche hindurchgeht und senkrecht zur Bildebene steht, also radio-ulnare Richtung hat.

Wenn nun auch die Drehung der beiden Reihen in Wirklichkeit um eine andere Axe erfolgt, so dürfen wir uns aus den Schattenbildern doch den Schluss erlauben, dass die wirkliche Drehung jeder Reihe sich in (2 oder mehrere) Drehungen zerlegen lässt, von denen eine um jene quere (radio-ulnare) Axe durch die Köpfchenmitte vor sich geht. Ferner geht aus den Bildern hervor, dass die wirklichen Drehungsaxen der beiden Reihen sich ungefähr in der Kopfmitte schneiden müssen.

Es ist übrigens hier noch einmal zu betonen, dass bei der Drehung um die quere Kopfbeinaxe die Schatten keineswegs nur

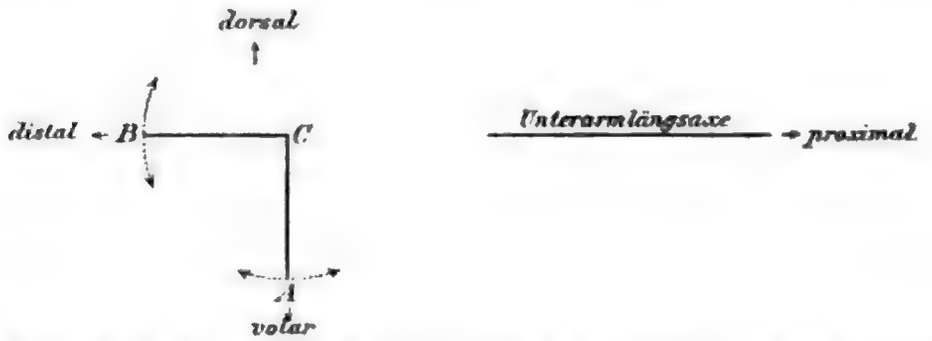


Fig. 5. Schema für die Bewegung der Handwurzelpunkte in den Profilbildern, d. h. in dorso-volaren „Sagittal"ebenen. C = Durchschnittspunkt der queren (radio-ulnaren), senkrecht zur Ebene des Papiers laufenden Drehungsaxe für die Volar-Dorsalbeugungen bei den Seitenbewegungen der Hand.

volar-dorsale Verschiebungen gegen einander erleiden, sondern wie wir S. 442 sahen, auch proximo-distale. Die Punkte der Handwurzel (Fig. 5), deren Radius zum Axendurchschnittspunkt im Kopfbein (*C*) in der Mittelstellung senkrecht zur Unterarmlängsaxe steht, bewegen sich (wie der Punkt *A*) bei der Volar-Dorsalflexion um die quere Kopfbeinaxe fast rein proximo-distal, diejenigen Punkte hingegen, deren Radius zum „Drehpunkt" in der Mittelstellung parallel der Speichenaxe läuft, bewegen sich (wie der Punkt *B*) fast rein dorso-volarwärts. Die von uns (S. 442) berücksichtigten Punkte (Trapezbein- und Kahnbeinhöcker) liegen

so, dass sie sich bei der Drehung um die Queraxe in beiden Richtungen volar-dorsal und auch proximo-distal verschieben. Nur die letztere Verschiebung ist jedoch für die Drehung um die Queraxe charakteristisch, da die dorso-volare Verschiebung auch durch Drehung um eine andere Axe (s. S. 447) bewirkt sein kann. Wie S. 442f. gezeigt wurde, weisen die Schattenbilder ausser auf reguläre Volar-Dorsalbeugungen der Reihen gegeneinander auch auf eine aussergewöhnliche Volarbeugung („Klaffbewegung") des Trapezoidbeines bei der Ulnarabduction hin.

3. Pro- bezw. Supinatorische Drehungen in der Handwurzel bei den Randbewegungen der Hand.

Poirier giebt in seinem vortrefflichen Handbuch der Anatomie die Möglichkeit „leichter Rotationsbewegungen in den Handgelenken" an, ohne sich näher darüber auszusprechen. Nur H. Virchow hat sich bisher eingehender mit der Untersuchung der „rotatorischen" Drehungen der Handwurzelknochen befasst. Er sagt, dass bei Ulnarabduction der Hand eine pronatorische Drehung innerhalb der distalen Reihe mitsammt der Mittelhand und dem Kahnbein stattfinde; er meint, es handle sich dabei nicht um eine Drehung der distalen Reihe als Ganzes um die Längsaxe der Hand, sondern die einzelnen Knochen änderten ihre Stellung zu einander; er möchte die Bewegung daher nicht als Drehung, sondern als eine „Biegung" bezeichnen. H. Virchow meint damit offenbar, die beiden Vieleckbeine führten eine pronatorische Drehung um eine nicht durch die Mitte der Hand laufende Längsaxe aus, sondern um eine Axe durch das kleine Vieleckbein, oder jedes Vieleckbein drehe sich um eine eigene durch seine Mitte hindurchgehende proximo-distale Axe. Er sagt, dass durch diese Bewegung die radial-distale Ecke des grossen Vieleckbeines dem Rand des Hakenbeinknochens um 3,5 mm näher rücke, freilich ohne anzugeben, ob diese Messung am Skiagramm oder am Gefrierskelett ausgeführt wurde. Ich kann für eine solche pronatorische „Biegung" der distalen Reihe in sich, die thatsächlich den Schatten der Vieleckbeine und des Hakens im Flächenbilde einander nähern und den Vieleckbeinschatten nach der Handmitte zu wandern lassen müsste, keine Anhaltspunkte in den Skiagrammen finden. Ebensowenig kann ich mich mit H. Virchow's Behauptung einverstanden erklären, dass das Kahnbein dieselbe Drehung wie die Vieleckbeine erfahre. —

VIRCHOW giebt ferner an, dass die Pronation der Handwurzel bei der Ulnarabduction so zwangmässig erfolge, dass bei Verhinderung derselben „etwa, indem man die Hand auf einem Tisch gleitend gegen den ulnaren und radialen Rand bewegt", stets eine compensirende entgegengesetzte Drehung, eine Supination, der Unterarmknochen erfolge. Diese Angabe entspricht durchaus nicht den Thatsachen, denn erstens stehen die beiden Bewegungen nicht in einem Compensationsverhältniss, so dass die eine nur auftritt, wenn die andere unterdrückt wird, und zweitens lassen sich die von mir (s. unten) gefolgerten pro- bezw. supinatorischen Bewegungen in der Handwurzel durch Ausführung der Randbewegung auf einem Tisch gleitend überhaupt nicht unterdrücken. Sie treten auch bei der reinsten Ulnar-Radialabduction auf, gleichgültig, ob die Hand frei schwebt oder aufliegt und ob die rotatorischen Mitbewegungen der Unterarmknochen unterdrückt werden oder nicht. Nach H. VIRCHOW's Angabe wäre zu erwarten, dass gerade bei fixirtem Unterarm an der ganzen Hand eine Pronation bei Ulnarabduction aufträte, da sich Kahnbein, Vieleckbeine und Mittelhand pronatorisch drehen sollen, wenn nicht dafür eine compensirende Supination der Vorderarmknochen eintreten kann. Dem ist aber nicht so, wie man sehr einfach in folgender Weise nachweisen kann. Man beugt die Finger gegen die Mittelhand und klemmt einen langen Zeiger senkrecht gegen die Mittelhand und Unterarmlängsaxe zwischen die Finger ein. Jede Spur einer pro- oder supinatorischen Drehung der (Mittel-)Hand ist an diesem senkrecht auf die Längsaxe aufgesetzten Zeiger ohne weiteres durch eine seitliche Erhebung desselben zu erkennen. Fixirt man nun die Unterarmknochen gegen einander, so dass zwischen ihnen keine Pro- und Supinationsbewegungen stattfinden können, so lässt der Zeiger bei den Seitenbewegungen der Hand absolut keine Pro- oder Supinationsdrehungen der Mittelhand erkennen. Lässt man die Unterarmknochen aber frei, so zeigt der Zeiger die pro- bezw. supinatorischen Mitbewegungen des Unterarmes bei den Seitenbewegungen der Hand deutlich an. Bei der Ausführung der Randbewegung auf der Tischplatte werden nur diese von der Mitbewegung des Unterarmes herstammenden Pro-Supinationen der ganzen Hand unterdrückt, d. h. sie äussern sich dabei in einer etwas innigeren Anschmiegung des einen oder anderen Handrandes an die Tischplatte. Die bei den Randbewegungen

Digitized by Google

unwillkürlich auftretenden Mitbewegungen der Unterarmknochen machen sich übrigens an der Elle deutlicher bemerkbar als an der Speiche. Bei der Ulnarabduction der auf dem Tisch liegenden pronirten Hand bemerkt man z. B. deutlich eine Volarwärtsbewegung der Elle gegenüber der Speiche, die einer Supination des Unterarmes entspricht. Uebrigens wird die Bewegung der Elle dadurch scheinbar noch grösser, dass die Gegend des distalen Ulnarendes einsinkt durch die Zusammenziehung des ulnaren Handstreckers.

Die von mir auf Grund der Durchleuchtungen und der Präparatuntersuchungen gefolgerten Pro-Supinationen der Handwurzel vollziehen sich aber im einen wie im anderen Fall in gleicher Weise. Die Schatten der Vieleckbeine und des Kahnbeines bezw. die Schatten aller Knochen der 1. und 2. Handwurzelreihe erfahren nämlich offenbar in der That bei den Randbewegungen der Hand eine pro- bezw. supinatorische Drehung, aber nicht beide Reihen im gleichen, sondern im umgekehrten Sinne. Die Schatten der ersten Reihe machen bei der Ulnarabduction eine supinatorische, die der zweiten eine pronatorische Bewegung.

Eine genaue Verfolgung dieser „Längsdrehungen", die in quer zur Unterarmlängsaxe liegenden Ebenen erfolgen und eine genaue Untersuchung über die Lage der Axe für diese Drehung liesse sich natürlich nur anstellen, wenn es gelänge, Aufnahmen der Handwurzelknochen genau von vorn (distal) oder von hinten (proximal) zu machen, was selbstverständlich beim Lebenden auch bei gebeugten Fingern und selbst am intacten Präparat absolut unmöglich ist. So sind wir denn auch für diese Drehungen auf die Profil- und Flächenansichten angewiesen, die uns freilich nicht absolut sichere Anhaltspunkte geben. Reine Profilansichten zeigen uns zwar, dass der Kahnbeinhöcker und der Trapezbeinhöcker sich bei den Randbewegungen der Hand gegen einander in dorso-volarer Richtung etwas verschieben: Bei der Ulnarabduction steigt der Kahnbeinhöcker infolge der supinatorischen Bewegung dorsalwärts, während der Trapezbeinhöcker ihm gegenüber volarwärts sinkt, wodurch ihre Höhendifferenz sich gegenüber ihrem Abstand in der Mittelstellung vermehrt. Bei der Radialabduction hingegen wird der Kahnbeinhöcker pronatorisch volarabwärts gedreht, der Trapezhöcker aber supinatorisch dorsalaufwärts, so dass ihr Höhenabstand sich verringert. Der Unterschied im Schatten-

bild beträgt ein paar Millimeter. Aber diese Höhenverschiebung gehört auch zur Drehung um die quere Axe (s. S. 442).

Im Flächenbild wird man von vornherein nur an der 1. Reihe eine pronatorische oder supinatorische Verschiebung der Knochenschatten gegen die Mittellage erwarten, denn bei der gewöhnlich angenommenen Steifheit der Carpo-Metacarpalgelenke müsste die 2. Reihe mit der Mittelhand bei den reinen Randbewegungen der Hand selbstverständlich immer sich in derselben Supinations- oder Pronationsstellung zum Unterarm befinden, wie in der Mittelstellung. Die 2. Reihe muss ja eben gerade die im 1. Gelenk stattfindende pro- oder supinatorische Bewegung der 1. Reihe durch eine umgekehrte Drehung im 2. Gelenk compensiren, damit die ganze Hand nicht die pro- oder supinatorische Drehung der 1. Reihe mitmacht, sondern nur die reine Seitenbewegung aufweist. In Wahrheit scheint das aber, wenigstens bei extremer Seitenbewegung der Hand, nicht der Fall zu sein, denn wenigstens die beiden Vieleckbeinschatten scheinen in der Ulnarabductionsstellung (gleiche Stellung der Lichtquelle vorausgesetzt) etwas pronatorisch gegeneinander verschoben zu sein gegenüber der Radialabduction. Die radialen Ränder beider Knochen sind nämlich bei äusserster Ulnarabduction einander angenähert, was H. VIRCHOW auch bemerkt hat. Natürlich muss diese „absolute" Pronation (gegenüber der Unterarmaxe) durch entsprechende Gegendrehung der Mittelhand ausgeglichen werden, wenn anders nicht auch die Mittelhand eine Pronationsstellung zeigen soll. Bei den gewöhnlichen Seitenbewegungen ist diese Verschiebung aber kaum angedeutet (s. Taf. II u. III).

An der 1. Reihe dürfte man in den beiden Grenzlagen eine Verschmälerung des Schattens der ganzen Reihe gegenüber ihrer Breite bei der Mittelstellung erwarten, denn bei pro- oder supinatorischer Drehung z. B. um 90° würde ja der Schatten des Erbsenbeines senkrecht über oder unter den des Kahnbeinhöckers fallen, die 1. Reihe also ganz schmal erscheinen, das Flächenbild hätte sich eben in eine Seitenansicht verwandelt u. s. w. In der That zeigt auch der Vergleich des Schattenbildes der Normalstellung mit dem der Radialabduction, dass der Abstand der Ecke des radialen Kahnbeinschattenrandes von der Erbsen- oder Dreieckbeinmitte um etwa 1 cm abgenommen hat, aber diese Abnahme ist wohl im wesentlichen auf die „besonderen Verschiebungen des

Digitized by Google

Dreieck- und Erbsenbeines" zu beziehen, die auf S. 436f. besprochen wurden. Ebenso kann die auffällige Thatsache, dass bei der Radialabduction der Schatten des volar-distalen Kahnbeintheiles in den Kopfbeinschatten eindringt, ebensowohl durch die radialwärts gerichtete, das Kahnbein überholende Verschiebung des distalen Kopfbeintheiles (s. S. 430) bedingt sein, wie durch die Pronation des Kahnbeines. Auch das Eindringen das Dreieckbeinschattens in das Hakenbein bei Ulnarabduction ist nur zum Theil auf die supinatorische Drehung des Dreieckbeines zu beziehen, zum anderen Theil auf die Dorsalbeugung des Dreieckbeines, durch die es bei der Ulnarabduction der Hand auf die Volarseite des Hakenbeines rutscht (s. S. 441). Dass letztere Bewegung nicht allein erfolgt, sondern wirklich auch eine Supination, darauf weist übrigens schon am Präparat der eigenthümliche „schraubenförmige" Verlauf der Führungslinie für die Dreieck-Hakenbeinbewegung hin (s. S. 443), der dem Dreieckbein mit der Dorsalbeugung zwangsmässig eine Supination vorschreibt.

Der einzige Knochen, an dem man unter Umständen in der Ansicht von der Dorsalseite her die pro-supinatorische Drehung einigermaassen „rein" d. h. nicht vermischt bezw. verwechselbar mit den Drehungen um die dorso-volare oder um die quere Axe erkennen kann, ist das Mondbein. Wenn es gelänge vom volaren und vom dorsalen Horn des Mondbeines in beiden Stellungen ein scharfes Schattenbild zu gewinnen, dann müsste nämlich bei Radialabduction das dorsale Horn eventuell radial vom volaren Horn liegen, bei Ulnarabduction hingegen umgekehrt. Eine derartige Drehung ist es offenbar auch, die Bühler meint, wenn er sagt, das Mondbein mache bei der Ulnarabduction eine „Drehung in transversaler Ebene, die es in querer Richtung verschmälert erscheinen lässt". Das letztere ist allerdings auf meinen Bildern nicht der Fall, sondern eher das Umgekehrte. Auch die theoretische Ueberlegung lässt das Umgekehrte, nämlich eine Verbreiterung des Schattens bei der Pro- oder Supination des Mondbeines gegenüber der Mittellage erwarten, da das Mondbein in dorso-volarer Ansicht schmäler erscheint als bei Betrachtung in mehr radio-ulnarer Richtung.

Eine „supinatorische" Verschiebung der beiden Hörner des Mondbeinschattens bei der Ulnarabduction ist in der That trotz der meist vorhandenen Undeutlichkeit des volaren Hornes im Schattenbild nicht zu verkennen. Auch Bühler's Abbildungen

zeigen die Verschiebung deutlich: Bei Radialabduction steht das dorsale Horn (in BÜHLER's Figur als volares behandelt, s. S. 440) etwas radialwärts von der Mitte des volaren Hornes, bei Ulnarabduction ist es hingegen um mehrere Millimeter ulnarwärts über das volare hinweg geschoben. In unserer Tafel III scheint auf den ersten Blick eine umgekehrte, pronatorische Drehung stattgefunden zu haben, da die ulnare Verbindungsfläche des Mondbeines darauf zu sehen ist, die bei Radialabduction (Tafel II) nicht sichtbar ist. Diese Veränderung erklärt sich aber aus der seitlichen und dorsal flexorischen Verschiebung des Beines und der daraus folgenden Verschiebung zur Lichtquelle. Uebrigens ist in Tafel III auch ein Streifen der radialen Gelenkfläche des Mondbeines zu sehen, in Tafel II nicht. Die Figg. *c* auf Tafel II und III, die zwei anderen Aufnahmen entstammen, zeigen die supinatorische Drehung des Mondbeines deutlicher. Ganz drastisch ist die supinatorische Drehung des Mondbeines auch auf LYKLAMA's Fig. 2 und 3 zu sehen, ohne dass er selbst darauf aufmerksam geworden ist. Das Dreieckbein erscheint durch die Pro-Supination verschieden lang, am längsten in der Normalstellung.

Folgerungen.

Die besprochenen Schattenverschiebungen deuten, wie schon bemerkt, auf eine Drehung der beiden Reihen um eine proximodistale Axe hin. Die Bewegung des Mondbeinschattens im besonderen erscheint direct als eine Drehung um eine proximodistale Axe, die ungefähr durch den Krümmungsmittelpunkt des Kopfbeinkopfes hindurchgeht, und zwar erfolgt die Drehung der 1. Reihe bei der Radialabduction im pronatorischen, bei der Ulnarabduction im supinatorischen Sinne, die Drehung der 2. Reihe umgekehrt. Wenn nun auch die wirkliche Drehung jeder der beiden Reihen bei den Seitenbewegungen der Hand um eine andere Axe erfolgt, so ist aus den angegebenen Schattenverschiebungen doch der Schluss erlaubt, dass sich die betreffende Drehung in (2 oder mehrere) Drehungen zerlegen lässt, von denen eine um jene Axe erfolgt, die in proximo-distaler Richtung ungefähr durch den Kopfbeinmittelpunkt hindurchläuft.

Mechanische Zusammenfassung der Capitel 1—3.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde gezeigt, dass bei den Randbewegungen der Hand (abgesehen von kleinen Neben-

bewegungen) im Wesentlichen dreierlei Hauptbewegungen der Reihen erfolgen: 1) „seitliche Verschiebungen" der beiden Handwurzelreihen gegen einander und gegen die Speiche, die sich als gleichsinnige Drehungen um eine dorso-volare etwa durch den Krümmungsmittelpunkt des Kopfbeinköpfchens hindurchgehende Axe bezeichnen lassen, 2) wurden einander entgegengesetzte Dorsal- bezw. Volarbeugungen jeder der beiden Carpalreihen gegen einander und gegen die Speiche nachgewiesen, die man als Drehungen um eine quere Axe etwa durch den Kopfbeinmittelpunkt betrachten kann, 3) stellte sich heraus, dass ausserdem auch noch einander entgegengesetzte „Längsrollungen" der beiden Carpalreihen um eine proximo-distale etwa durch den Kopfbeinmittelpunkt hindurchgehende Axe bei den Randbewegungen der Hand auftreten, welch letztere sich an den Skiagrammen nur am Mondbein mit voller Sicherheit nachweisen lassen.

Es tritt nun an uns die Frage heran, ob und wie man die in den einzelnen Abschnitten näher besprochenen Thatsachen, die verwickelten Bewegungsvorgänge bei den Kantenbewegungen der Hand einfacher ausdrücken kann. Wie immer, ist auch hier die mathematisch-mechaniche Ausdrucksweise die klarste und bündigste: Es lassen sich nämlich die Bewegungen jeder der beiden Reihen um 3 zu einander senkrechte Axen nach dem bekannten Satz des Parallelogramms bezw. des Parallelepipeds der Axen (der natürlich, streng genommen, nur für sehr kleine Bewegungen, also für die kleinen „instantanen" Drehungen, aus denen sich die ganze Drehung summirt, gilt) zu einer einzigen Bewegung zusammensetzen um die entsprechende, aus den 3 Axen „resultirende" schräge Axe.

Auf diese Weise kann man den complicirten Bewegungsvorgang, die dreierlei Thatsachenreihen (Abschnitt I 1—3) in kürzester Weise so ausdrücken: Die Bewegungen der Handwurzelreihen bei den Randbewegungen der Hand erfolgen im wesentlichen so, als ob sich jede der beiden Reihen um eine feste, schräge, durch die Mitte des Kopfbeinkopfes hindurchgehende Axe drehte.

Bei der Auffindung der resultirenden Hauptaxe hat man bekanntlich (s. z. B. A. Fick Mediz. Physik III. Aufl. S. 72) von „Halbaxen" für die einzelnen Theilbewegungen auszugehen. Dabei wird diejenige Hälfte der Axe verwendet, die vom Drehpunkt aus nach der Seite verläuft, von der aus betrachtet die Drehung

im Sinne des Uhrzeigers geschieht. Bei der rechten Hand verläuft also die Halbaxe für die reine Ulnarabduction in dorsaler, für die reine Radialabduction in volarer Richtung; für die Dorsalbeugung gilt die radiale, für die Volarbeugung die ulnare Hälfte der queren Axe, für die Supination die proximale, für die Pronation die distale Hälfte der proximodistalen Axe (durch den Kopfbeinmittelpunkt).

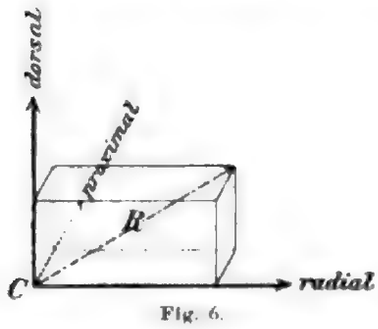


Fig. 6.

Zeichnete man z. B. für das 1. Gelenk, bei dem die Ulnarabduction mit Dorsalbeugung und Supination verbunden ist, die entsprechenden Halbaxen vom Drehpunkt (C = Köpfchenmittelpunkt) aus dorsal- bezw. radial-, bezw. proximalwärts auf (s. Fig. 6) und trüge man auf ihnen die betreffenden Theildrehungen, d. h. ihren Winkelgrössen entsprechende Strecken ab, so könnte man aus ihnen die betreffende Parallelepipeddiagonale als resultirende Axe construiren. Betrüge z. B. die bei der Randbewegung an der 1. Reihe erfolgende abductorische Drehung 20°, die flexorische 40°, die pronatorische 10°, so ergäbe sich etwa eine der Parallelepipeddiagonale R entsprechende Richtung und Grösse der resultirenden Halbaxe. Wenn man nun auch die Winkelgrösse der Theildrehungen nicht genau kennt, so geht doch, wie Fig. 6 zeigt, aus ihrem Drehungssinne hervor, dass die resultirende Axe schräg laufen muss, von dorsal-, radial- und proximal- durch die Kopfbeinmitte (C) hindurch nach volar-ulnar-distalwärts. Ferner kann man ohne weiteres sagen, dass das Axenparallelepided für die Bewegung der 2. Reihe bei der reinen Randbewegung der Hand ebenso breit und tief sein muss, wie das der 1. Reihe, da die flexorischen und pronatorischen Drehungen der 2. Reihe ja im wesentlichen denen der 1. Reihe gleich gross und entgegengesetzt sein müssen, um sie compensiren zu können. Die Höhe des Parallelepipeds für die 2. Reihe muss aber grösser sein, da ja die Seitenbewegung der 2. Reihe grösser ist, wie die der ersten (s. S. 434). Die Axe der 2. Reihe verläuft daher steiler volar-dorsalwärts wie die der ersten (s. Fig. 8). Dadurch wird die „resultirende Halbaxe" des 2. Gelenkes natürlich länger als die des 1. Gelenkes. Daraus folgt nach Obigem, dass die „resultirende Drehung" im 2. Gelenk grösser ist als die im 1., was wieder mit dem Befund von BRAUNE und

Fischer gut übereinstimmt, die für das 2. Gelenk einen viel grösseren Bewegungsumfang feststellten wie für das 1. Gelenk (s. Fig. 1). Dass die Axe des 2. Gelenkes in proximo-distaler Richtung nicht schräger liegen, d. h. mehr von der queren Richtung abweichen kann wie die des 1. Gelenkes, ist klar, weil sonst eine Aufhebung der „rollenden" Componente nur möglich wäre, wenn dafür die Gesammtdrehung im 2. Gelenk um die resultirende Axe desselben kleiner sein müsste; das ist aber sicher nicht der Fall.

Auch nach Henke und nach Langer verlaufen die Axen für beide Gelenke nicht in einer quer zur Unterarmlängsaxe liegenden Ebene, sondern ihr eines Ende liegt distal (bezw. proximal) vom andern. Die daraus nothwendig folgende pro- oder supinatorische Nebenbewegung der beiden Reihen haben diese Autoren aber nicht erkannt. Ueberdies hat Henke in seiner Fig. 41 die Richtung der Axen des I. Gelenkes falsch, nämlich von distal-dorsal nach proximal-volarwärts gezeichnet, umgekehrt wie in seiner Fig. 38. Auffälligerweise ist dieser Umstand den vielen Forschern, die sich mit Henke's Theorie befasst haben, entgangen. Langer und Toldt geben zwar die Richtung der Axe des I. Handgelenkes richtig an, lassen aber die des II. ebenfalls mit ihrem volaren Ende distal gerichtet sein. Wie aus vorstehender Auseinandersetzung folgt, würden bei dieser Axenlage beide Gelenke gleichsinnige pro- bezw. supinatorische Bewegungen bei den Randbewegungen der Hand ausführen. Infolge der starken Abweichung der Axen von der queren Richtung (s. Toldt's Atlas Fig. 392) würde die pro- bezw. supinatorische Drehung sogar so beträchtlich sein, dass gar keine Rede davon sein könnte, dass sie etwa durch Bewegungen in den Carpo-Metacarpalgelenken ausgeglichen werden könnten. Diese Axenlage ist also unmöglich; wenn die pro- bezw. supinatorischen und auch die dorsal-volarflexorischen Nebendrehungen bei den Randbewegungen der Hand sich gegenseitig aufheben sollen, müssen vielmehr die Axen beider Gelenke die gleiche Abweichung von der queren Richtung, aber im umgekehrten Sinne zeigen, d. h. die 1. Axe muss mit ihrem volaren, die 2. mit ihrem dorsalen Ende distalgerichtet sein. In Fig. 7 ist die schräge Richtung der Axen beider Gelenke angegeben; beide Axen liegen in derselben schräg zur Unterarmlängsaxe gestellten dorso-volaren Ebene.

Digitized by Google

Dass sich die Axen durchkreuzen (im Mittelpunkt des Kopfbeinköpfchens), kann man daher nicht von der Volar- oder Dorsalseite, sondern nur von ungefähr proximal oder distal her, d. h. nur auf Dorso-Volarschnitten durch die Kopfbeinmitte, sehen (s. Fig. 8). Nach BEAUNIS und BOUCHARD laufen die Axen auch in einer dorso-volaren Ebene, aber in einer genau quer d. h. senkrecht zur Unterarmlängsaxe liegenden Ebene. Bei einer solchen Lage der Axen würde natürlich keine pro- oder supinatorische Theilbewegung bei den Randbewegungen auftreten.

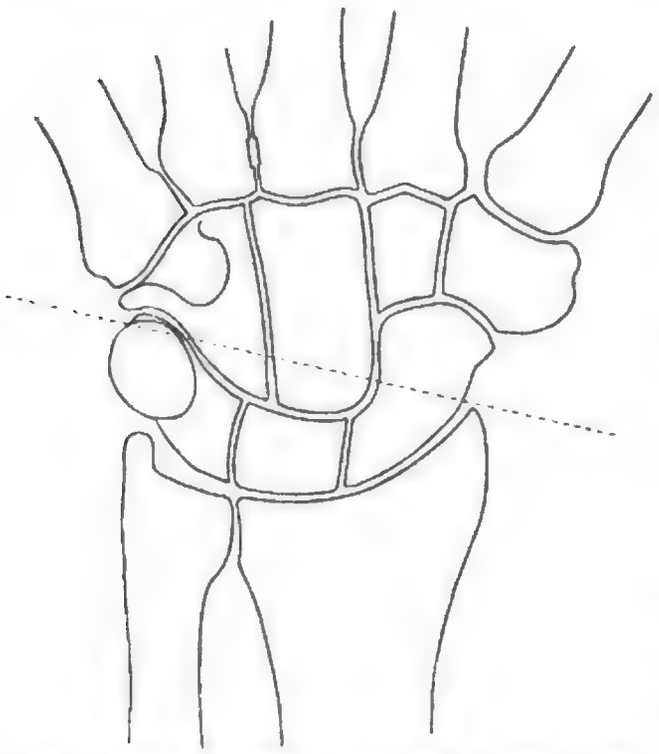


Fig. 7. Ungefähre Richtung der Axen des 1. und 2. Handgelenkes für die Randbewegungen: Die punktirte Linie stellt die Schnittlinie der dorsovolaren Ebene mit der Handwurzel dar, in der jene beiden schrägen Axen verlaufen.

Bei der Drehung um die von uns besprochene schräge „I." Axe erfolgen nun thatsächlich dieselben Bewegungen, wie sie in den vorhergehenden Abschnitten an der 1. Reihe der lebenden Hand geschildert wurden: Bei „Radialabduction" der Hand erfolgt eine Verschiebung der 1. Reihe an der Speiche ellenwärts (weil die Axe dorso-volar gerichtet ist), in Verbindung mit einer Volarbeugung der 1. Reihe (weil die Axe auch quer, radio-ulnar verläuft) und zugleich in Verbindung mit einer Pronation der Reihe (weil die Axe auch etwas proximo-distal verläuft). Der Versuch am Präparat deutet darauf hin, dass die Hauptaxe für die 1. Reihe ungefähr an der dorso-radialen Seite des Kahnbeines eindringt und die Handwurzel auf der Volarseite des Erbsenbeines

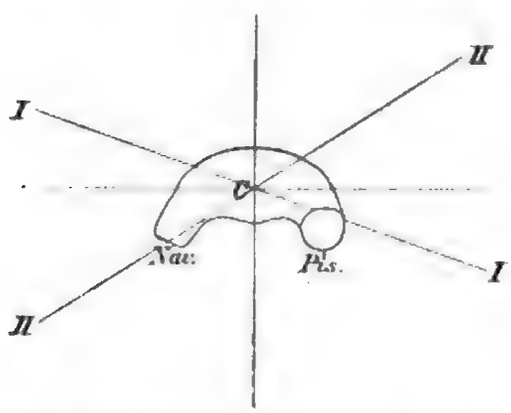


Fig. 8. Schematisirter Schrägschnitt durch die Handwurzel (der punktirten Linie in Fig. 7 entsprechend), der die Axen des 1. („I") und 2. Handgelenkes („II") enthält.

Digitized by Google

verlässt. Die Axe der distalen oder 2. Reihe verläuft auch schräg, aber sie dringt von volar-radial (s. Fig. 8) und proximal her (s. Fig. 7) in das Kahnbein ein, geht durch die Kopfbeinmitte hindurch und verlässt in dorsal-ulnar-distaler Richtung die Handwurzel durch den Rücken des Hakenbeines. Bei der Drehung der 2. Reihe um eine solche schräge Axe erfolgen auch die thatsächlich an der 2. Reihe beobachteten Bewegungen: Eine Verschiebung der distal von der Kopfbeinmitte liegenden Theile der 2. Reihe nach der Speichenseite (= „Radialabduction" der Hand) ist verknüpft mit einer Dorsalbeugung der 2. Reihe und zugleich einer supinatorischen Bewegung der Reihe. Dass dem so ist, davon kann man sich an irgend einem aus den primitivsten Mitteln, z. B. an einem aus einer Korkplatte und entsprechend schräg hindurchgesteckten Stricknadeln oder aus einem Klumpen Thon und durchgesteckten Bleistiften herzustellenden Schema überzeugen.

Genauere Angaben über die Lage der resultirenden Axe für jede Reihe wären natürlich nur möglich, wenn exacte Winkelmessungen der 3 Theilbewegungen möglich wären. Uebrigens würde sich wohl herausstellen, dass hier, wie bei allen Gelenkbewegungen des thierischen Körpers nicht ganz unbedeutende individuelle Verschiedenheiten, nicht nur im Bewegungsumfang, sondern auch in der Bewegungsart auftreten und dass die Bewegungen überhaupt nicht um eine absolut feste Axe stattfinden. Das letztere ist nach den Untersuchungen von Otto Fischer[1]) ja nicht einmal beim Ellenbogengelenk der Fall, um wieviel weniger kann es der Fall sein bei den Gelenken, deren Pfanne und Kopf aus verschiedenen, gegen einander beweglichen Theilen zusammengesetzt sind! Ueberdies haben auch wir schon nach unseren jetzigen Kenntnissen dem Dreieck- und Erbsenbein ausser der Mitbewegung mit den Knochen der 1. Reihe auch noch einige besondere Bewegungen zuerkennen müssen (s. S. 436 f.) und ebenso den Vieleckbeinen (s. S. 442 ff.).

Trotzalledem ist es jedenfalls sehr zweckmässig, die dreierlei (bei den Randbewegungen der Hand stattfindenden) Hauptbewegungen jeder Handwurzelreihe in der oben angegebenen Weise in eine einzige Axendrehung zusammenzufassen, wenn auch die Lage dieser resultirenden Axe ebenso wenig jemals für alle

1) s. l. p. 422, cit. Theil I, Ellbogengelenk von Otto Fischer.

Digitized by Google

Fälle und für alle Bewegungsphasen correct angegeben werden kann, wie die Lage der queren Ellenbogenaxe, die doch von jedermann im Munde geführt wird.

Diese Vereinfachung im Ausdruck, diese zusammenfassende Beschreibung der thatsächlichen Bewegungen ist aber im wesentlichen dasselbe, was HENKE (s. S. 421) beabsichtigte, und so sehen wir denn also, dass die X-Strahlendurchleuchtung die HENKE'sche „Theorie" der Randbewegungen nicht widerlegt, sondern eine glänzende Bestätigung derselben liefert. Wir haben daher in dieser Beziehung durchaus keinen Grund darüber zu klagen, dass sich „die Deduction auf mechanischer Grundlage überall vorlaut in die Beobachtung einmischte". Die HENKE'sche „Theorie" ist nicht eine leere Hypothese, sondern ist nur der bündigste, für jeden mit den Elementen der Mechanik einigermaassen Vertrauten zugleich der anschaulichste Ausdruck für einen etwas verwickelten Thatsachencomplex. Besonders bemerkenswerth ist es übrigens, dass die wegen der eigenthümlichen Schräglage der Axen[1]) mit den Randbewegungen verbundenen pro- bezw. supinatorischen Mitbewegungen, wie bereits S. 453 erwähnt, weder von HENKE selbst, noch von irgend einem anderen Autor in ihrer Nothwendigkeit, als Folge der Schieflage der Axe erkannt wurden, und dass H. VIRCHOW, der zuerst die Aufmerksamkeit auf die Längsrollungen bei den Randbewegungen lenkte, sie gerade mit als Sturmbock gegen HENKE's Lehre benutzte.

Wirkung der Hauptmuskeln für die beiden schrägen Handgelenkaxen.

Auch die Muskulatur weist, wie bereits HENKE erkannte, auf die erwähnten 2 schrägen Hauptaxen der beiden Handgelenke hin. Im Nachfolgenden ist übrigens nur diejenige Wirkung der Haupt-Handmuskeln berücksichtigt, die aus ihrer Lage zur 1. oder 2. schrägen Axe folgt, und zwar nur die Wirkung für die Bewegung der Hand um jede dieser beiden Axen allein. Gerade bei dieser schematisirenden, trennenden Betrachtung zeigen sich die eigenthümlichen Verschiedenheiten der Muskelanordnung zu den beiden Gelenkaxen im grellsten Licht. Die Feststellung der wahren Wirkung der einzelnen Muskeln auf die ganze Hand, bei der

1) Weil diese nicht in einer transversalen Ebene liegen, sondern proximodistal verlaufen.

nicht nur die gleichzeitigen Verschiebungen in so und so vielen Gelenken, sondern, wie O. Fischer gezeigt hat, auch die Trägheitsmomente der einzelnen bewegten Theile und die Nachbargelenke in Rechnung zu ziehen wären, dürfte einstweilen auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten stossen.

Das 1. Gelenk wird volargebeugt (radial-abducirt und pronirt) durch den deutlich volar unter der „1. Axe" hinlaufenden „radialen Handbeuger".[1]) Allein auf die Hand bezw. auf das 1. Gelenk einwirkend würde er die Hand radial-volarwärts beugen und zugleich in diesem Gelenk etwas proniren. Letztere Bewegung kann man nicht willkürlich ausführen (wie Braune und Fischer exact nachgewiesen haben[2])), aber vielleicht ist die „Pronation", die Duchenne bei elektrischer isolirter Reizung dieses Muskels beobachtet hat, wenigstens zum Theil eine Pronation im I. Handgelenk gewesen. Der adäquate Muskel für die Dorsalbeugung (Ulnarabduction und Supination) des 1. Gelenkes ist der „ulnare Handstrecker"[3]), der in beträchtlicher Entfernung von der durch das Erbsenbein austretenden „1. Axe" dorsal über dieselbe hinweggeht. Bei isolirter Wirkung des ulnaren Handstreckers auf das I. Gelenk würde die Hand „dorsal-ulnarwärts flectirt" und zugleich im I. Gelenk etwas supinirt. Durch abwechselnde isolirte Wirkung der beiden Muskeln würde das I. Handgelenk aus einer Grenzlage in die andere übergeführt, die Hand pendelte, von der leichten Pro-Supinationsdrehung abgesehen, aus ulnar-dorsalgebeugter Stellung in die radial-volargebeugte. Henke's Angabe, die Hand werde im I. Gelenk „zwischen voller Streckung und voller Radialflexion oder zwischen voller Ulnarflexion und voller Beugung hin und her geführt", beruht entschieden auf einem „Schreibfehler", da sie mit seinen sonstigen Angaben unvereinbar ist. Es ist nun sehr interessant, zu sehen, dass diese schräge Bewegung der Hand, die der Drehung um unsere resultirende Axe des I. Gelenkes bei den Randbewegungen der Hand entspricht, auch am Präparat die Hauptbewegung des I. Gelenkes darstellt, wie aus der Untersuchung von Braune und Fischer hervor-

1) m. flexor carpi radialis B. N. A.

2) W. Braune u. O. Fischer: Das Gesetz der Beweg. i. d. Gel. an d. Basis der mittl. Finger u. im Handgelenk des Menschen. Abh. d. math.-phys. Cl. d. K. S. Ges. d. Wiss. XIV. Bd. 4. 1887.

3) m. extensor carpi ulnaris B. N. A.

geht. Ein Blick auf die Fig. 1 S. 423 lehrt uns, dass die ausgiebigste Bewegung des I. Handgelenkes thatsächlich in dieser Richtung erfolgt, dass man unsere schräge Axe also wirklich als Hauptaxe des I. Handgelenkes bezeichnen kann.

Sehr eigenthümlich ist es nun, dass die eben genannten, dem I. Gelenk adäquaten Muskeln auf die Drehung um die schräge Axe des II. Gelenkes kaum oder gar nicht wirken können: Der „radiale Handbeuger" geht bei seinem Eintritt in die Trapezbeinrinne gerade durch die Eintrittsstelle der „2. Axe" in das Kahnbein hindurch. Es ist sogar nicht unmöglich, dass bei einer genaueren Feststellung der Axe (für die Drehung der 2. Handwurzelreihe bei den Randbewegungen der Hand) sich herausstellte, dass der Muskel dorsal über die in das Kahnbein eintretende Axe bezw. ihre Verlängerung hinwegläuft, also für die 1. Reihe ein Volarbeuger, für die 2. aber ein Dorsalbeuger ist. Dann wäre dieser Muskel schon allein im Stande, die beiden Carpalreihen in der eigenthümlichen, in gewisser Beziehung entgegengesetzten Weise zu bewegen, wie wir es bei den Randbewegungen der Hand beim Lebenden sehen, sodass sich die supinatorischen und die pronatorischen, die dorsal- und die volarbeugenden Antheile der Drehung aufheben und nur die seitliche Wirkung durch ihre positive Summirung an der Mittelhand bezw. der „ganzen Hand" allein deutlich wird.

In ähnlicher Weise sehen wir, dass der „ulnare Handstrecker" auf das II. Handgelenk kaum oder gar nicht einwirken kann, weil er gerade durch die aus der Dorsalseite des Hakenbeines austretende 2. Axe hindurchgeht. Auch hier ist es nicht ausgeschlossen, dass eine genauere Feststellung der Axe zeigt, dass der Muskel volarwärts von der 2. Axe vorbeizieht, das 2. Gelenk also im umgekehrten Sinne wie das 1., d. h. volarwärts beugt. Die isolirte Bewegung der Hand um die schräge Axe des II. Handgelenkes führt die Hand, von der kleinen Pro-Supinationsbewegung abgesehen, zwischen Radial-Dorsalbeugung und Ulnarvolarbeugung hin und her. Dieser Bewegungsrichtung entspricht der grösste Bewegungsumfang des II. Gelenkes am Präparat allerdings nur nach der Dorsalseite. Volarwärts ist am Präparat der grösste Ausschlag des II. Handgelenkes nämlich nicht nach der Ellen-, sondern, wie im I. Handgelenk, nach der Speichenseite gerichtet.

Digitized by Google

Die adäquaten Muskeln für die Bewegung um die resultirende schräge Axe des II. Handgelenkes sind die beiden „radialen Handstrecker“[1]) einerseits und der „ulnare Handbeuger“[2]) andererseits. Die ersteren ziehen deutlich dorsalwärts über die schräge, in die Volarseite des Kahnbeinhöckers eintretende „2. Axe“ hinweg und bewirken also Dorsal-Radialbeugung verbunden mit einer leichten Supination im II. Handgelenk. Der lange radiale Handstrecker greift dabei an einem längeren virtuellen Hebelarm an, als der kurze. Duchenne ist aber im Unrecht, wenn er meint, der kurze bringe überhaupt keine radialwärts, sondern eine gerade dorsalwärts gerichtete Dorsalbeugung der Hand zu Stande, denn Egon Lydie v. Besser[3]) hat unter Bugnion's Leitung mittelst der von A. Fick angegebenen Methode[4]) nachgewiesen, dass sich auch der kurze radiale Handstrecker bei der Radialabduction erheblich, nämlich um etwa 15 mm verkürzt.

Der ulnare Handbeuger läuft deutlich volarwärts unter der schrägen, auf dem Hakenbeinrücken aus der Handwurzel austretenden Axe hinweg und bewegt das II. Handgelenk bezw. die Hand bei isolirter Bewegung also volar-ulnarwärts und etwas pronatorisch. —

Auf das I. Gelenk haben die genannten Muskeln kaum oder gar keine Wirkung, weil sie, namentlich der lange radiale Handstrecker und der ulnare Handbeuger etwa durch die 1. schräge Axe hindurchlaufen. Nur der kurze radiale Handstrecker hat wohl auch auf die 1. schräge Axe eine nicht unbeträchtliche und zwar dorsalbeugende Einwirkung. Der lange radiale Handstrecker hingegen könnte unter Umständen auf das I. Handgelenk sogar volarbeugend wirken, wenn nämlich die schräge 1. Axe etwas steiler verliefe als nach Henke's Annahme. In diesem Fall würde dann auch der ulnare Handbeuger auf das I. Gelenk im umgekehrten Sinn wie auf das II., nämlich dorsalbeugend wirken können.

Selbstverständlich haben die vorstehenden Betrachtungen über

1) m. extensor carpi radialis brevis u. longus B. N. A.

2) m. flexor carpi ulnaris B. N. A.

3) Besser, Mlle. Lydie Egon de, De l'action mécanique des muscles des doigts et des poignets etc. Thèse de doctorat en médecine. Lausanne 1899. (Bull. Soc. Vaudoise des Sc. nat. V. 34 N. 130.)

4) R. Fick, Ueber die Arbeitsleistung der auf die Fussgelenke wirkenden Muskeln. Festschrift f. A. Kölliker 1892. S. 44—80.

Digitized by Google

die Muskelwirkung auf die einzelnen Handgelenke, wie bereits bemerkt, nur einen sehr bedingten Werth, weil stets in beiden Gelenken gleichzeitig Bewegungen stattfinden werden und dadurch die mechanischen Bedingungen sich verändern. Immerhin scheint mir doch das so auffällig verschiedene Verhalten der Muskeln zu den beiden Gelenken hervorhebenswerth. Die „reinen" Randbewegungen der Hand ohne Dorsal- oder Volarbeugung kommen wie bekannt, durch Zusammenwirken der bezüglich der Dorsal-Volarbewegung entgegengesetzt wirkenden Muskeln zu Stande: Die Radialabduction der Hand erfolgt durch Zusammenwirken des radialen Handbeugers (für das I. Gelenk) und der beiden radialen Handstrecker (für das II. Gelenk); die reine Ulnarabduction bewirkt der allein auf das I. Gelenk wirkende ulnare Handstrecker, wenn er sich verbindet mit dem allein auf das II. Gelenk wirkenden ulnaren Handbeuger.

Wir sahen (S. 434), dass die Seitendrehung bei der Radialabduction i. e. Sinne (d. h. von der Normalstellung aus) zum grössten Theil im II. Gelenk stattfindet; dem entsprechen auch die Muskelansatzverhältnisse. Der dem 1. Gelenk adäquate radiale Handbeuger erfährt nämlich bei der Radialabduction von der Normalstellung aus nur eine Verkürzung von 2 mm, die beiden das II. Handgelenk in diesem Sinne bewegenden radialen Handstrecker hingegen eine solche von 13 (der lange) bezw. 9 mm (der kurze). Bei der Ulnarabduction von der Normalstellung aus, bei der die seitliche Verschiebung im 2. Gelenk nicht so stark die des ersten Gelenkes überwiegt (s. S. 434), ist auch der Unterschied in der Muskelwirkung nicht so bedeutend: Der dem 1. Gelenk adäquate ulnare Handstrecker verkürzt sich bei der Ulnarabduction um 12 mm, der dem 2. Gelenk adäquate ulnare Handbeuger um 14 mm.

Bewegungsvorgang bei den Randbewegungen der Hand unter Berücksichtigung der bewegenden Kräfte.

Ueberlegen wir uns den Vorgang bei den Randbewegungen mit Zuhilfenahme von Präparaten etwas genauer, so finden wir, dass bei einer gleichzeitigen Contraction der radialen Handstrecker und des radialen Handbeugers die ersteren die Mittelhand und die mit ihr wenig beweglich verbundene distale Carpalreihe dorsalwärts beugen und speichenwärts ziehen.

Stünde das Kahnbein so, dass diese Muskelzüge in der Richtung seiner Längsaxe wirkten, so würde das Kahnbein durch die andrängenden Vieleckbeine nur eine Parallelverschiebung proximalwärts erfahren. Die Vieleckbeine und das Kahnbein stehen aber so schief zu einander, dass der distale Kahnbeintheil durch den Druck der andrängenden Vieleckbeine volarwärts umkippt, während der proximale Theil des Kahnbeins durch das dorsale Kahnbein-Dreieckbeinband dorsalwärts festgehalten wird. Zugleich wird durch die proximalwärts gegen die Speiche hin drängenden Vieleckbeine das ganze Kahnbein etwas pronatorisch gedreht und zum Ausweichen ellenwärts gezwungen. Es gleitet mit seinem proximalen Theil an der Speichenfläche ellenwärts (s. S. 427). Diese Bewegungen machen das Mondbein und das Dreieckbein im Wesentlichen mit, vor allem durch die Zwischenknochenbänder und die dorsalen Verbindungsbänder zur Gefolgschaft gezwungen. Kopf- und Hakenbein können aber nicht wie die Vieleckbeine, sich im Ganzen radialwärts verschieben, ihr proximales Ende, der „Kopf" der 2. Reihe ist durch seine Einlenkung in die von der 1. Reihe gebildete Pfanne daran gehindert, er kann sich nur um seinen Krümmungsmittelpunkt drehen, so sehen wir denn, dass die distalen Abschnitte des Kopf- und Hakenbeines sich im umgekehrten Sinn seitwärts bewegen, wie ihre proximalen: die ersteren bewegen sich bei Radialabduction speichenwärts, die letzteren aber ellenwärts wie die meisten Theile der 1. Reihe. Der Radialverschiebung der Mittelhand und des distalen Hakenbeintheiles muss das Erbsenbein natürlich folgen, weil es durch das Erbsen-Hakenband und das Erbsen-Mittelhandband an diese befestigt ist. Daher sahen wir das Erbsenbein sich bei der Radialabduction so gewaltig vom Ellenköpfchen entfernen (s. S. 437). Auch das Dreieckbein wird natürlich durch den sich ulnarwärts distalwärts bewegenden Gelenkkopf der 2. Reihe in dieser Richtung mitgeschoben bezw. mitgezogen, soweit es nicht schon durch das Mondbein in derselben Richtung bewegt wird. Durch diese Vorgänge kommt es zu einer erheblichen Lockerung des Handwurzelgefüges auf der Ellenseite, die in allen guten Skiagrammen sehr drastischen Ausdruck findet.

Bei gleichzeitiger Zusammenziehung des ulnaren Handbeugers und des ulnaren Handstreckers wird durch den Zug des ersteren

vor allem das Erbsenbein an das Ellenköpfchen herangezogen. Dem Erbsenbein folgt durch Anspannung des Erbsen-Haken- und Erbsen-Mittelhandbandes das Hakenbein und die Mittelhand, die beide zugleich volarwärts gebeugt und ulnarwärts gezogen werden. Dadurch wird die Ellenseite der Handwurzel umgekehrt wie bei der Radialabduction dicht zusammengeschoben (vgl. Tafel II u. III). Der Mittelhand und dem Hakenbein folgen natürlich auch das Kopfbein und die Vieleckbeine in der Weise, dass wiederum eine Drehung um den Köpfchenmittelpunkt herum stattfindet. Dabei bewegen sich die radialwärts vom Kopfmittelpunkt liegenden Theile der 2. Reihe zugleich distalwärts. Durch die Distalulnarwärtsbewegung der Vieleckbeine und des Kopfbeines kommen die Bandzüge, die auf der Volarseite vom Kahn- zum Kopfbein überspringen und namentlich auch das auf der Dorsalseite vom Trapezoid zum Kahnbein ziehende und „das radiale Seitenband des II. Handgelenkes" in Spannung (die Anspannung des letzteren Bandes bei der Ulnarabduction erwähnt auch H. VIRCHOW). So wird das bei der Radialabduction volarwärts umgekippte und pronirte Kahnbein von all diesen Bandzügen wieder dorsalsupinatorisch aufgerichtet und damit die beim Lebenden zu beobachtende Dorsalbeugung der ganzen 1. Reihe eingeleitet. Neben den Zwischenknochenbändern sind es namentlich die volaren Zwischenbänder zwischen Kahn-, Mond- und Dreieckbein, die bei der Ulnarabduction in Spannung gerathen. Das Dreieckbein erfährt noch eine besondere, nicht zu der Bewegung um die schräge 1. Axe gehörende Nebenverschiebung, indem es dem proximalwärts drängenden Hakenbein nachgebend an der ulnaren Mondbeinfläche hingleitet und sich gegen die Bandscheibe am Ellenköpfchen anlegt.

Es scheint fast, als ob überhaupt nur bei äusserster Ulnarabduction zwischen Bandscheibe und Dreieckbein Berührung stattfände. Daher erklärt sich auch die mannigfaltige, unregelmässige Gestalt der proximalen Gelenkfläche am Dreieckbein. Käme es niemals zwischen Bandscheibe und Dreieckbein zu einer Berührung, wie auf Grund der Skiagramme es jetzt hie und da behauptet wird, so würde sich sicher überhaupt keine proximale Gelenkfläche am Dreieckbein ausbilden. Beim Orang scheint es in der That vorzukommen, dass sich das Dreieckbein gar nicht am I. Handgelenk betheiligt, wenigstens fand ich das in einem Fall

so.[1]) Die Durchleuchtungen und Skiagramme werden fast immer bei freischwebender oder lose aufliegender Hand aufgenommen, und deshalb ist auch bei Ulnarabduction der Spalt noch relativ gross. Stützt man aber z. B. die Hand während der Durchleuchtung fest auf den Tisch, so wird, wie ich mich überzeugt habe, die Spalte so eng, dass offenbar in Wirklichkeit eine förmliche Anpressung der Knorpelüberzüge des Dreieckbeines, der Bandscheibe und des Ellenköpfchens an einander stattfindet.

II. Dorsal-Volarbeugung der Hand.

Im Vorhergehenden konnte gezeigt werden, dass die „Theorie Henke's", wonach die Seitenbewegung der Hand durch die Drehung der beiden Carpalreihen um 2 schräge Axen zu Stande kommen, den Thatsachen beim Lebenden entspricht. Henke ging aber noch weiter und behauptete, die Volar-Dorsalbeugung der Hand sei auch eine Combination von Drehungen der beiden Reihen um dieselben schrägen Axen. Untersuchen wir, was die Skiagramme der lebenden Hand von den Vorgängen zwischen den einzelnen Knochenreihen bei der Dorsal-Volarbeugung erkennen lassen! Auch hier stehen mir wieder vortreffliche Skiagramme, die Herr Lehrer Wüest in Aarau auf meine Anregung angefertigt hat: Ansichten von der Fläche und im Profil, auf Platten und auf angeschmiegten Films zur Ergänzung eigener Durchleuchtungen zur Verfügung.

Die Winkelmessungen sind natürlich auch hier wieder nur von sehr bedingtem Wert, und auch hier giebt es wieder grosse individuelle Unterschiede. Bei dem Einen ist z. B. die Dorsalbeugung von der Normalstellung aus ergiebiger, bei den Anderen (wohl bei der Mehrzahl) die Volarbeugung, bei wieder Anderen besitzen beide Bewegungen den gleichen Umfang.

Nach meinen Messungen beträgt der Ausschlag (Mittelhand gegen Unterarmlängsaxe) in beiden Richtungen meist ungefähr 75—85°. Vgl. Tafel IVa, VIa u. b.

1) R. Fick. Vergl. anat. Stud. an einem erwachsenen Orang-Utan. Arch. f. Anat. u. Entw. von His. Suppl.-Bd. 1895. S. 48, und R. Fick, Beobachtungen an einem zweiten erwachsenen Orang-Utan und einem Schimpansen. Ebenda S. 289—318.

Digitized by Google

Wenn wir den Winkelmessungen trauen, führen sie uns zu der Annahme, dass die Dorsalbeugung i. e. Sinne, d. h. von der Normalstellung aus, zum grösseren Theil im II. Handgelenk („Intercarpalgelenk") ausgeführt werden. Beim Uebergang aus der Normalstellung in die äusserste Dorsalbeugung kann die 1. Reihe eventuell eine Drehung um ungefähr 35° erfahren, während die 2. noch um etwa 50° weitergedreht werden kann, so dass die 2. Reihe und mit ihr die Mittelhand um etwa 85° gegen die Unterarmlängsaxe dorsalgebeugt werden kann. So ausgiebige Dorsalbeugungen habe ich bisher übrigens nur beim weiblichen Geschlecht gefunden. Auch der von CORSON stammenden Angabe der maximalen Dorsalbeugung auf 71—74° liegt eine Messung am Weib zu Grund. Zu bemerken ist noch, dass die Mittelhand dabei nicht auch gegen die 2. Reihe dorsalgebeugt wird; sie steht sogar eher eine Spur volargebeugt offenbar durch den Zug der bei Dorsalflexion passiv angespannten Beugemuskeln.

Bei der Volarbeugung scheinen die Verhältnisse umgekehrt, die Drehung der 1. Reihe gegen die Unterarmlängsaxe scheint gegen 45—50° betragen zu können, die Drehung der 2. Reihe gegen die 1. beträgt eventuell nur 30 oder 35°. Die 2. Reihe mit der Mittelhand kann also um 80—85° volarwärts gedreht werden. Der Haupttheil der Volarbeugung scheint also auf die Drehung im 1. Handgelenk zu treffen. Dieser eigenthümliche Unterschied in der Antheilnahme beider Gelenke an den Drehungen stimmt durchaus mit den Ergebnissen der Untersuchung von BRAUNE und FISCHER an der Leiche überein, wie ein Blick auf Fig. 1 S. 423 zeigt. Uebrigens scheinen individuelle Unterschiede im Verhältniss der Antheilnahme beider Gelenke an der Drehung vorzukommen, wenn auch nicht so bedeutende, wie es nach CORSON's Angaben scheinen könnte, der im einen Fall 60° Drehung im ersten, 25° im zweiten Gelenk beobachtet haben will, im anderen Fall aber 46° im ersten, 44° im zweiten. Diese grossen Unterschiede beruhen wohl auf der Unsicherheit der Messmethode. Bei der Volarbeugung der Hand kann sich auch die Mittelhand betheiligen; die Schattenbilder zeigen, dass z. B. zwischen dem III. Metacarp und dem Kopfbein eine Volarbeugung von etwa 10° stattfinden kann.

Wenn wir die Bewegungen der verschiedenen Theile der Knochen gegeneinander bezw. zur Speichenlängsaxe u. s. w. im Schattenbild messend verfolgen, so erkennen wir, dass die Bewegung

im Grossen und Ganzen als eine Drehung um eine quere, d. h. in radio-ulnarer Richtung durch den Mittelpunkt des Kopfbeinkopfes hindurchgehende Axe aufgefasst werden kann. Allerdings scheint auch der Kopfbeinmitttelpunkt nicht ganz stehen zu bleiben, er liegt auf den Skiagrammen der Volarbeugung um fast $^3/_4$ cm volarwärts von der verlängerten Speichenaxe, bei der Dorsalbeugung in ihrer Verlängerung selbst. Wenn diese Verschiebung nicht nur durch projective Verzerrung vorgetäuscht ist, sondern sich in Wahrheit ereignet, hätten wir wohl zu denken, dass die Knochen sich gegeneinander im Allgemeinen um die quere Axe durch die Kopfmitte drehen, bei äusserster Volarbeugung aber noch ein Volarwärtskippen der distalen Reihe um eine weiter proximal und volar liegende quere Axe geschieht, etwa eine Drehung um die distale Kante des volaren Mondbeinhornes herum. Darauf deutet das Klaffen der Spalte zwischen Mond- und Kopfbein an der Dorsalseite, das Geschlossensein derselben an der Volarseite.

Auch die Flächenansichten der dorsal- (Tafel VIIa) und volargebeugten (Tafel VIIb) Hand zeigen deutlich, dass es sich bei dieser Bewegung im Wesentlichen nur um eine Drehung beider Handwurzelreihen um eine quere, mitten durch den Kopfbeinkopfmittelpunkt handelt, nicht um eine Combination von Drehungen beider Reihen um die oben behandelten schrägen Axen.

Am sichersten erkennt man es sowohl beim Durchleuchten als auf Skiagrammen am Mondbein und am Kopfbein, die beide keine wesentlichen Verschiebungen nach der Seite erfahren, was auch ganz vortrefflich an Lyklama's Bildern 4 und 5 festzustellen ist. Auch die Winkelmessung ergiebt keine wesentliche Veränderung zwischen den Richtungslinien des Mond-, Dreieck-, Kopf- oder Hakenbeines und der Speichenaxe. Beachtenswerth ist übrigens der Umstand, dass das Kahnbein entschieden eine Neigung hat, bei der Volarbeugung der Hand sich um seine schräge Axe für die Randbewegung zu drehen. Denn sehr oft verbindet sich mit der Volarbeugung der Hand unwillkürlich eine kleine Radialabduction des Kahnbeines und bei der Dorsalbeugung eine Ulnarabduction, die aber so unbedeutend sind, dass die Nachbarknochen bei der Bewegung nicht mitgenommen werden. Es gelingt aber auch, ganz reine, Volar-Dorsalbeugungen aller Handwurzelknochen auszuführen, was auch durch Lyklama's Aufnahmen bewiesen wird.

III. Uebersicht über die Gesammtbeweglichkeit der Hand.

Aus dem vorigen Abschnitt geht hervor, dass die beiden Handgelenke nicht etwa eine Gelenkcombination darstellen, die nur eine Beweglichkeit um 2 feste schrägliegende Axen erlaubt, wie das nach dem 1. Abschnitt möglich schien, sondern dass auch Bewegungen um andere, z. B. um eine rein quere, möglich sind. Es muss an dieser Stelle betont werden, dass HENKE nicht, wie ihm gewöhnlich untergeschoben wird, die 2 schrägen Axen als einzige starre Bewegungsaxen annahm, sondern er schrieb vor allem dem Kahn-, Mond- und Kopfbein auch noch andere „arthrodische" Bewegungsmöglichkeiten zu. Freilich muss zugegeben werden, dass die Ausdrucksweise HENKE's leider der mechanischen Klarheit und Schärfe ermangelt, sodass es einen nicht wundern kann, wenn seine Deductionen nicht verstanden oder missverstanden werden, wie es auch von LYKLAMA geschehen ist.

Nach unseren jetzigen Kenntnissen, nach den Untersuchungen von BRAUNE und FISCHER an der Leiche und am Lebenden sowie den im obigen entwickelten Befunden bei Durchleuchtung mit X-Strahlen, können wir den Mechanismus der Handgelenke etwa in folgender Weise beschreiben: Die beiden Handgelenke stellen eine Knochencombination dar, die an der Leiche eine annäherungsweise allseitige Beweglichkeit besitzt nach Art eines Kugelgelenkes mit dem Drehpunkt in der Mitte des Kopfbeinkopfes. Active d. h. willkürliche Drehungen der Mittelhand gegen den Unterarm um die Längsaxe (Pro- und Supinationen) sind aber beim Lebenden unmöglich[1]), hingegen kann die Hand nicht nur dorsal-volarwärts, speichen- und ellenwärts, sondern auch in beliebigen schrägen Richtungen bewegt werden. Bei allen Bewegungen geschehen in beiden Hauptgelenken Verschiebungen, bei allen ausgiebigen Bewegungen auch in den kleinen Gelenken zwischen den einzelnen Knochen der beiden Reihen. Sehr verwickelt ist der Vorgang bei den Randbewegungen der Hand, da die beiden Reihen sich dabei im Wesentlichen so bewegen, als ob sie sich um 2 schräge,

1) BRAUNE und FISCHER: Das Gesetz der Bewegungen in den Gelenken an der Basis der mittleren Finger und im Handgelenk des Menschen. In: Abh. der math. phys. Cl. d. k. S. Ges. d. Wiss. Bd. 14. S. 203—227. 1887

sich im Kopfbeinkopf kreuzende Axen drehten. (Das Dreieck- und Erbsenbein sowie die Vieleckbeine erfahren dabei überdies noch selbstständige Verschiebungen, s. S. 436 f. bezw. 442 ff.). Einfacher ist der Vorgang bei der Volar- und Dorsalbeugung, da sich dabei beide Reihen im Wesentlichen im gleichen Sinn um eine gemeinsame quere Axe bewegen.

Zum Schlusse möchte ich noch einmal hervorheben, dass sich auch aus unserer Untersuchung wieder ergeben hat, dass das II. Handgelenk durchaus kein unwichtiges Nebengelenk darstellt, das eine so stiefmütterliche Berücksichtigung verdient, wie sie ihm von Seite der Praktiker meist zu Theil wird, sondern dass es für viele Bewegungen geradezu das Hauptgelenk der Hand ist.

Erklärung der Tafeln.

Tafel Ia. Rechte supin. Hand in Normalstellung von der Dorsalseite her (Platte dorsal, X-Licht volar, Antikathode 30 cm von der Platte, Expositionsdauer ca. $1\frac{1}{2}$ Minuten).

b. Dasselbe, Ränder mit Tusche umfahren, Photogramm durch Cyankali ausgewaschen.

„ IIa. R. supin. Hand, untermaximale Radialabduction von der Dorsalseite her (Platte dorsal, X-Licht volar, 30 cm von der Platte, Expositionsdauer ca. $\frac{3}{4}$ Min.).

b. Dasselbe, Behandlung wie Ib.

c. Mondbein in Radialabduction.

„ IIIa. R. supin. Hand, untermaximale Ulnarabduction von der Dorsalseite her (Platte dorsal, X-Licht volar, 30 cm von der Platte, Expositionsdauer ca. 1 Min.).

b. Dasselbe, Behandlung wie Ib.

c. Mondbein in Ulnarabduction.

„ IVa. R. pronirte Hand, Normalstellung von der radialen, bezw. dorsoradialen Seite her (Platte radial, X-Licht ulnar, 30 cm von der Platte, Expositionsdauer ca. $2\frac{1}{2}$ Min.).

b. R. pron. Hand, Radialabduction, von der radialen Seite her (Celluloidfilm radial, X-Licht ulnar, 35 cm vom Film, Expositionsdauer ca. 4 Min.); die wichtigsten Ränder umfahren.

„ Va. R. pron. Hand, Radialabduction von der ulnaren, bezw. ulnar-volaren Seite her (Platte ulnar, X-Licht radial, 30 cm von der Platte, Expositionsdauer ca. $2\frac{1}{2}$ Min.)

b. R. pron. Hand, Ulnarabduction von der radialen, bezw. dorso-radialen Seite her (Platte radial, X-Licht ulnar, 30 cm von der Platte, Expositionsdauer ca. $2\frac{1}{2}$ Min.).

„ VIa. R. halbpronirte Hand, Dorsalbeugung von der radialen, bezw. radialvolaren Seite her (Platte radial, X-Licht ulnar, 30 cm von der Platte, Expositionsdauer ca. $2\frac{1}{2}$ Min.).

b. R. halbpron. Hand, Volarbeugung von der radialen, bezw. dorsoradialen Seite her (Platte radial, Lichtquelle ulnar, ca. 30 cm entfernt von der Platte, Expositionszeit ca. $2\frac{1}{2}$ Min.).

„ VIIa. R. supin. Hand, Dorsalbeugung von der dorsalen Seite her (Cardinalfilm dorsal, X-Licht volar, 35 cm vom Film entfernt, Expositionsdauer ca. 5 Min.).

b. R. supin. Hand, Volarbeugung von der dorsalen Seite her (Cardinalfilm dorsal, X-Licht volar, 35 cm vom Film entfernt, Expositionsdauer ca. 5 Min.).

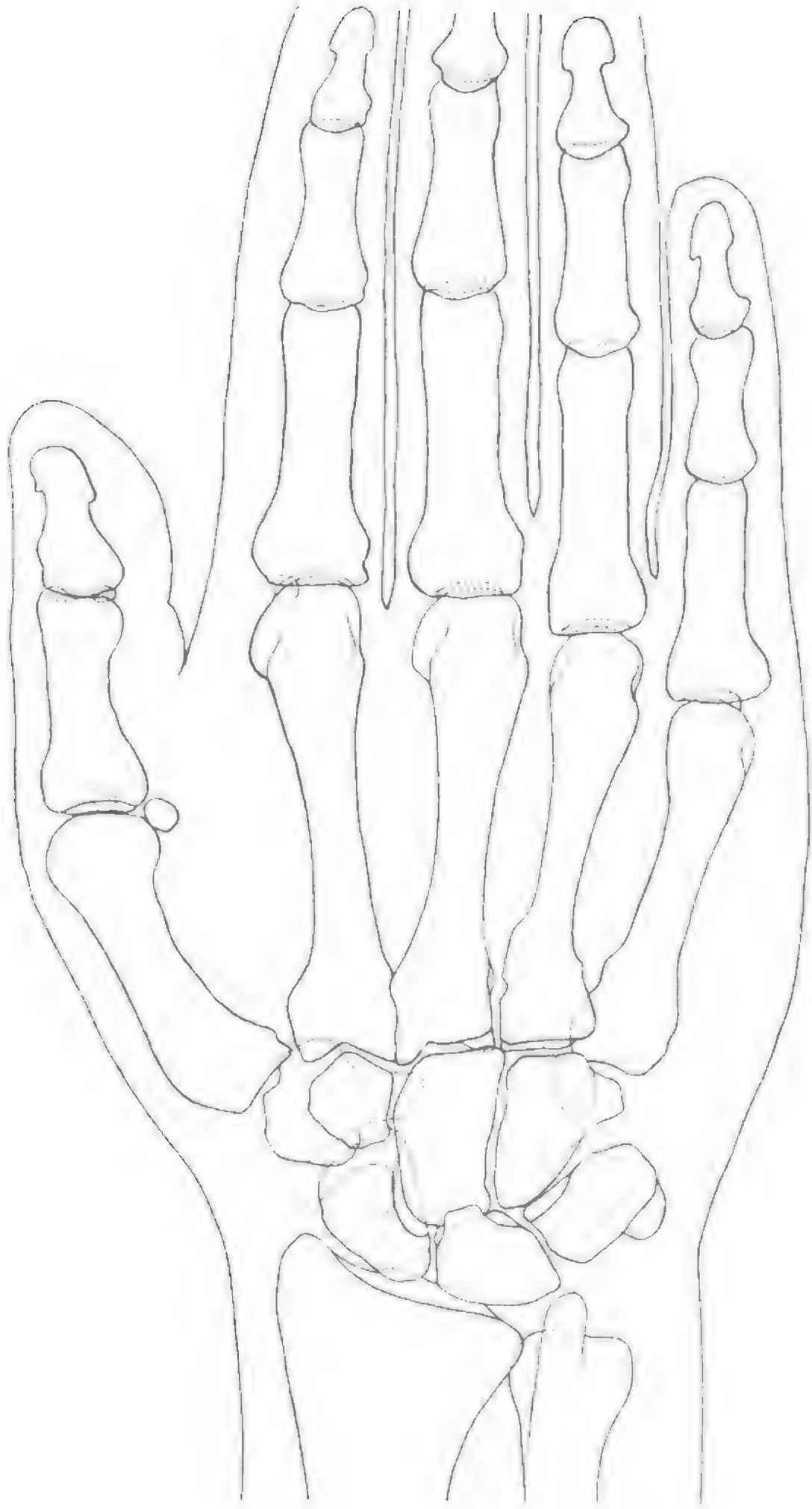
Digitized by Google

Digitized by Google

Tafel I^{a}

Rechte supinierte Hand in Normalstellung von der Dorsalseite

Digitized by Google

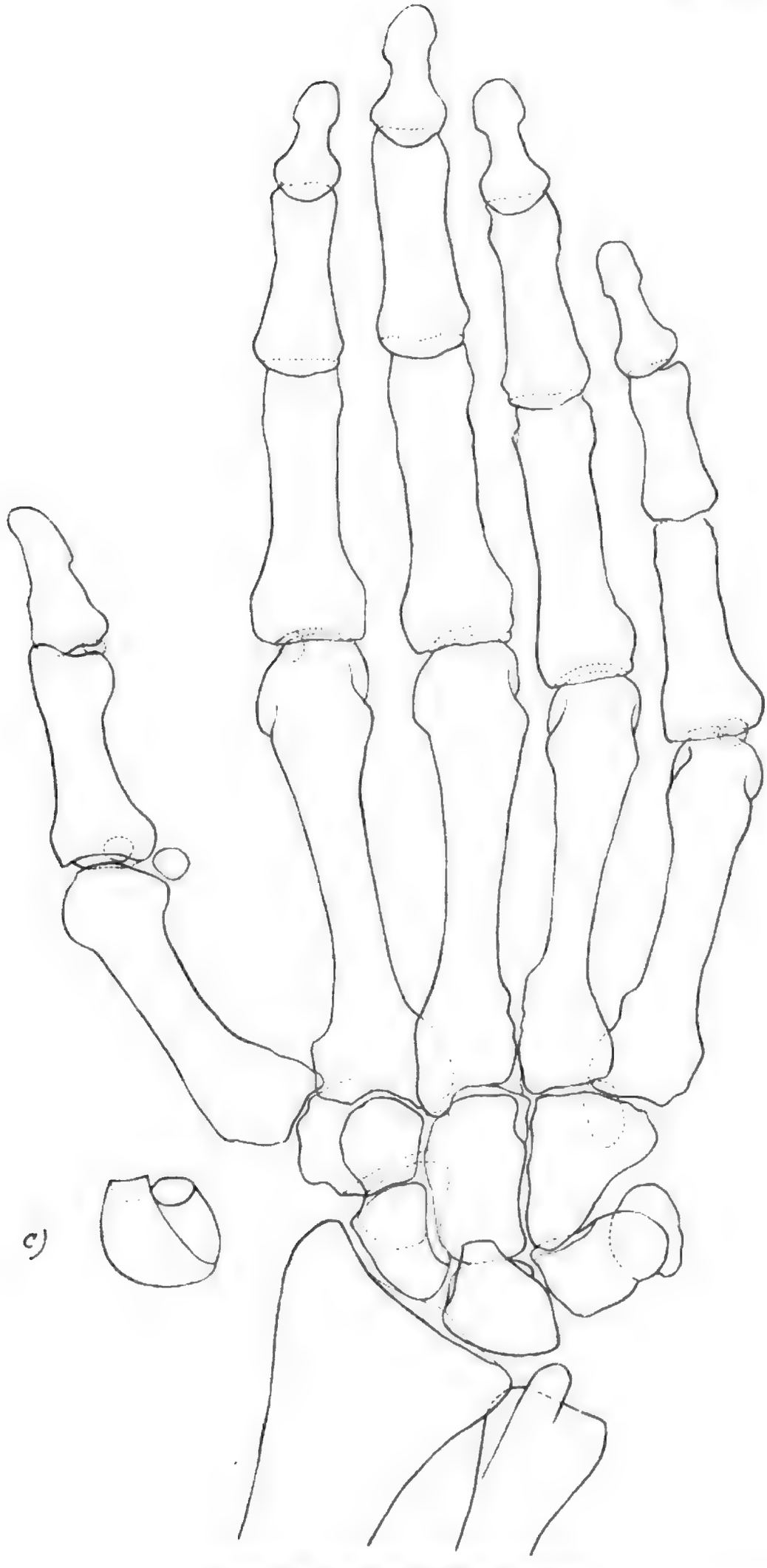


Dieselbe Hand wie Tafel Ia, Bänder umfahren.

Digitized by Google

Rechte supinierte Hand in Radialabduction von der Dorsalseite.

Digitized by Google



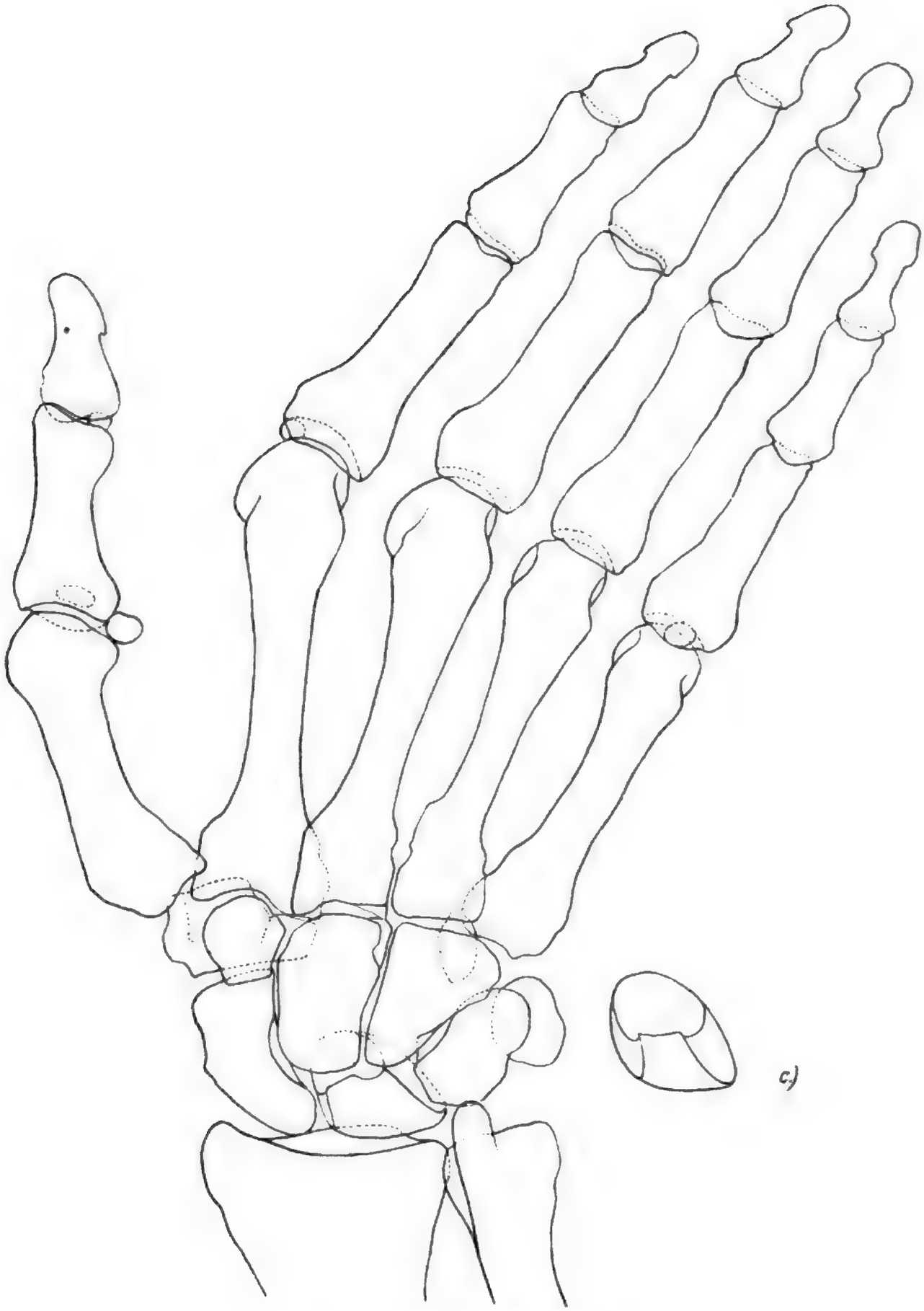
Dieselbe Hand wie Tafel IIa, Ränder umfahren.

Digitized by Google

Tafel III^{a}.

Rechte supinierte Hand in Ulnarabduction von der Dorsalseite.

Digitized by Google



Dieselbe Hand wie Tafel IIIa, Ränder umfahren.

Digitized by Google

a. Rechte pron. Hand, Normalstellung, von der radialen Seite.

A

B.

b. Rechte pron. Hand in Radialabduction von der radialen Seite.

Digitized by Google

a. Rechte pron. Hand, Radialabduction, von der ulnaren Seite.

A

B.

b. Rechte pron. Hand, Ulnarabduction, von der radialen Seite.

Digitized by Google

Tafel VI.

a. Rechte Hand in Dorsalbeugung, von der radialen Seite.

A

B

b. Rechte Hand in Volarbeugung, von der radialen Seite

Digitized by Google

a. Rechte supinirte Hand in Dorsalbeugung von der Dorsalseite.

b. Rechte supinirte Hand in Volarbeugung von der Dorsalseite.

Digitized by Google

ZEHNTER BAND. (XV. Bd.) Mit 7 Tafeln. hoch 4. 1874. brosch. Preis 21 ℳ

W. WEBER, Elektrodynam. Maassbestimmungen, insbes. über das Princip der Erhaltung der Energie. 1871. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Untersuch. d. Weges e. Lichtstrahls durch e. belieb. Anzahl v. brechenden sphär. Oberflächen. 1871. 3 ℳ 60 ₰.
C. BRUHNS und E. WEISS, Bestimmung der Längendifferenz zwischen Leipzig und Wien 1872. 2 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 9. Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. d. Schwerspathes. M. 4 Taf. 1872. 2 ℳ
—— Elektr. Untersuch. 10. Abhdl.: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Aragonites. Mit 3 Taf. 1872. 2 ℳ
C. NEUMANN, Ueber die den Kräften elektrodynam. Ursprungs zuzuschreibenden Elementargesetze. 1873. 3 ℳ 80 ₰.
P. A. HANSEN, Von der Bestimmung der Theilungsfehler eines gradlinigen Maassstabes. 1874. 4 ℳ
—— Ueber d. Darstell. d. grad. Aufsteig. u. Abweich. d. Mondes in Funktion d. Länge in d. Bahn u. d. Knotenlänge. 1874. 1 ℳ
—— Dioptr. Untersuch. mit Berücksicht. d. Farbenzerstreuung u. d. Abweich. wegen Kugelgestalt. 2. Abhdlg. 1874. 2 ℳ

ELFTER BAND. (XVIII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 21 ℳ

G. T. FECHNER, Ueber den Ausgangswerth der kleinsten Abweichungssumme, dessen Bestimmung, Verwendung und Verallgemeinerung. 1874. 2 ℳ
C. NEUMANN, Ueber das von Weber für die elektrischen Kräfte aufgestellte Gesetz. 1874. 3 ℳ
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 11. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Kalkspathes, des Berylles, des Idocrases und des Apophyllites. Mit 3 Taf. 1875. 2 ℳ
P. A. HANSEN, Ueber die Störungen der grossen Planeten, insbesondere des Jupiter. 1875. 6 ℳ
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 12. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Gypses, des Diopsids, des Orthoklases, des Albits und des Periklins. Mit 4 Taf. 1875. 2 ℳ
W. SCHEIBNER, Dioptrische Untersuchungen, insbesondere über das Hansen'sche Objectiv. 1876. 3 ℳ
C. NEUMANN, Das Weber'sche Gesetz bei Zugrundelegung der unitarischen Anschauungsweise. 1876. 1 ℳ
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbes. über die Energie der Wechselwirkung. Mit 1 Taf. 1878. 2 ℳ

ZWÖLFTER BAND. (XX. Bd.) Mit 13 Tafeln. hoch 4. 1883. brosch. Preis 22 ℳ

W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 13. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Apatits, Brucits, Coelestins, Prehnits, Natroliths, Skolezits, Datoliths und Axinits. Mit 3 Taf. 1878. 2 ℳ
W. SCHEIBNER, Zur Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1879. 5 ℳ
—— Supplement zur Abhandlung über die Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1880. 1 ℳ 50 ₰.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 14. Abhdlg.: Ueb. d. photo- u. thermoelektr. Eigensch. d. Flussspathes. M. 3 Taf. 1879. 2 ℳ
C. BRUHNS, Neue Bestimmung der Längendifferenz zwischen der Sternwarte in Leipzig und der neuen Sternwarte auf der Türkenschanze in Wien. 1880. 2 ℳ 40 ₰.
C. NEUMANN, Ueber die peripolaren Coordinaten. 1880. 1 ℳ 50 ₰.
—— Die Vertheilung der Elektricität auf einer Kugelcalotte. 1880. 2 ℳ 40 ₰.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 15. Abhandlung: Ueber die aktino- und piezoelektrischen Eigenschaften des Bergkrystalles und ihre Beziehung zu den thermoelektrischen. Mit 4 Tafeln. 1881. 2 ℳ
—— Elektr. Untersuchungen. 16. Abhdlg.: Ueb. die thermoelektr. Eigensch. d. Helvins, Mellits, Pyromorphits, Mimetesits, Phenakits, Pennins, Dioptases, Strontianits, Witherits, Cerussits, Euklases und Titanits. Mit 3 Taf. 1882. 2 ℳ
—— Elektr. Untersuch. 17. Abhdlg.: Ueber die bei einigen Gasentwickelungen auftretenden Elektricitäten. 1883. 1 ℳ 80 ₰.

DREIZEHNTER BAND. (XXII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 30 ℳ

G. T. FECHNER, Ueber die Frage des Weber'schen Gesetzes u. Periodicitätsgesetzes im Geb. d. Zeitsinnes. 1884. 2 ℳ 80 ₰.
—— Ueber die Methode der richtigen und falschen Fälle in Anwendung auf die Maassbestimmungen der Feinheit oder extensiven Empfindlichkeit des Raumsinnes. 1884. 7 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die bei der Untersuchung von Gelenkbewegungen anzuwendende Methode, erläutert am Gelenkmechanismus des Vorderarmes beim Menschen. Mit 4 Taf. 1885. 2 ℳ
F. KLEIN, Ueber die ellipt. Normalcurven der n^{ten} Ordnung u. zugehörige Modulfunctionen der n^{ten} Stufe. 1885. 1 ℳ 80 ₰.
C. NEUMANN, Ueber die Kugelfunctionen P_n und Q_n, insbesondere über die Entwicklung der Ausdrücke $P_n(xx_1+\sqrt{1-x^2}\sqrt{1-x_1^2}\cdot\cos\Phi)$ und $Q_n(xx_1+\sqrt{1-x^2}\sqrt{1-x_1^2}\cos\Phi)$. 1886. 2 ℳ 40 ₰.
W. HIS, Zur Geschichte des menschl. Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Mit 1 Taf. u. 10 Holzschn. 1886. 2 ℳ
H. BRUNS, Über eine Aufgabe der Ausgleichungsrechnung. 1886. 2 ℳ
R. LEUCKART, Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues u. der Lebensgeschichte der Nematoden. Mit 3 Taf. 1887. 7 ℳ
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. 1. Abhdlg. Mit 11 Holzschn. 1887. 3 ℳ 20 ₰.

VIERZEHNTER BAND. (XXIV. Bd.) Mit 54 Taf. u. 1 geolog. Karte. hoch 4. 1888. brosch. Preis 42 ℳ

J. WISLICENUS, Über die räumliche Anordnung der Atome in organischen Molekülen und ihre Bestimmung in geometrisch-isomeren ungesättigten Verbindungen. Mit 186 Fig. 2. Abdruck. 1889. 4 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Untersuchungen über die Gelenke des menschlichen Armes. 1. Th.: Das Ellenbogengelenk von O. Fischer. 2. Th.: Das Handgelenk von W. Braune und O. Fischer. Mit 12 Holzschn. u. 15 Taf. 1887. 5 ℳ
J. P. MALL, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Mit 6 Taf. 1887. 5 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Das Gesetz der Bewegungen in den Gelenken an der Basis der mittleren Finger und im Handgelenk des Menschen. Mit 2 Holzschn. 1887. 1 ℳ
O. DRASCH, Untersuch. über die papillae foliatae et circumvallatae d. Kaninchens u. Feldhasen. Mit 8 Taf. 1887. 4 ℳ
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 18. Abhandlung: Fortsetzung der Versuche über das elektrische Verhalten der Quarz- und der Boracitkrystalle. Mit 3 Taf. 1887. 2 ℳ
W. HIS, Zur Gesch. des Gehirns, sowie der centralen u. peripher. Nervenbahnen. Mit 3 Taf. u. 27 Holzschn. 1888. 3 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Antheil, den die einzelnen Gelenke des Schultergürtels an der Beweglichkeit des menschlichen Humerus haben. Mit 3 Taf. 1888. 1 ℳ 60 ₰.
G. HEINRICIUS und H. KRONECKER, Beitrage zur Kenntniss des Einflusses der Respirationsbewegungen auf den Blutlauf im Aortensysteme. Mit 5 Taf. 1888. 1 ℳ 80 ₰.
J. WALTHER, Die Korallenriffe d. Sinaihalbinsel. Mit 1 geolog. Karte, 7 lithogr. Taf., 1 Lichtdrucktaf. u. 34 Zinkotyp. 1888. 6 ℳ
W. SPALTEHOLZ, Die Vertheilung der Blutgefässe im Muskel. Mit 3 Taf. 1888. 1 ℳ 80 ₰.
S. LIE, Zur Theorie der Berührungstransformationen. 1888. 1 ℳ
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. Zweite Abhandlung. Mit 19 Holzschn. 1888. 6 ℳ

FÜNFZEHNTER BAND. (XXVI. Bd.) Mit 42 Tafeln. hoch 4. 1890. brosch. Preis 35 ℳ

B. PETER, Monographie der Sternhaufen G. C. 4460 und G. C. 4440, sowie einer Sterngruppe bei o Piscium. Mit 2 Taf. und 2 Holzschn. 1889. 4 ℳ
W. OSTWALD, Über die Affinitätsgrössen organ. Sauren u. ihre Bezieh. zur Zusammensetz. u. Constitution ders. 1889. 5 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die Rotationsmomente der Beugemuskeln am Ellbogengelenk des Menschen. Mit 5 Taf. und 6 Holzschn. 1889. 3 ℳ
W. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Mit 4 Taf. 1889. 3 ℳ
W. PFEFFER, Beitrage zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889. 5 ℳ
A. SCHENK, Über Medullosa Cotta und Tubicaulis Cotta. Mit 3 Taf. 1889. 2 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen. Mit 17 Taf. und 18 Fig. 1889. 8 ℳ
W. HIS, Die Formentwickl. des menschl. Vorderhirns vom Ende des 1. bis z. Beginn des 3. Monats. Mit 1 Taf. 1889. 2 ℳ 80 ₰.
J. GAULE, Zahl und Vertheilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Mit 10 Taf. 1889. 3 ℳ

SECHZEHNTER BAND. (XXVII. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 21 ℳ

P. STARKE, Arbeitsleistung u. Wärmeentwickelung bei der verzögerten Muskelzuckung. Mit 9 Taf. u. 3 Holzsch. 1890. 6 ℳ
W. PFEFFER, I. Über Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper. — II. Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen nebst Bemerk. über d. Aggregatzustand d. Protoplasmas u. über osmotische Vorgänge. Mit 2 Taf. und 1 Holzschn. 1890. 7 ℳ
J. WALTHER, Die Denudation in der Wüste und ihre geologische Bedeutung. Untersuchungen über die Bildung der Sedimente in den ägyptischen Wüsten. Mit 8 Taf. und 99 Zinkatzungen. 1891. 8 ℳ

SIEBZEHNTER BAND. (XXIX. Bd.) Mit 43 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 33 ℳ

W. HIS, Die Entw. d. menschl. Rautenhirns v. Ende d. 1. b. z. Beginn d. 3. Monats. I. Verlang. Mark. M. 4 Taf. u. 18 Holzsch. 1891. 4 ℳ
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Die Beweg. d. Kniegelenks, u. e. neu. Meth. am leb. Mensch. gemess. Mit 19 Taf. u. 6 Fig. 1891. 5 ℳ
R. HAHN, Mikrometr. Vermess. d. Sternhaufens Σ762, ausgef. am zwölffüss. Äquatoreal d. Leips. Sternwarte. M. 1 Taf. 1891. 6 ℳ
F. MALL, Das reticulirte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Mit 11 Taf. 1891. 5 ℳ
L. KREHL, Beiträge zur Kenntniss der Füllung und Entleerung des Herzens. Mit 7 Taf. 1891. 5 ℳ
J. HARTMANN, Die Vergrösserung des Erdschattens bei Mondfinsternissen. Mit 1 lithogr. Taf. u. 3 Textfig. 1891. 8 ℳ

ABHANDLUNGEN

DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN ZU LEIPZIG.

MATHEMATISCH-PHYSISCHE CLASSE.

ERSTER BAND. (I. Bd.*) Mit 3 Tafeln. hoch 4. 1852. brosch. Preis 13 ℳ. 60 ₰.

A. F. MÖBIUS, Ueber die Grundformen der Linien der dritten Ordnung. Mit 1 Taf. 1849. 2 ℳ 40 ₰
P. A. HANSEN, Auflösung eines beliebigen Systems von linearischen Gleichungen. — Ueber die Entwickelung der Grösse $(1-2\alpha H+\alpha^2)^{-\frac{1}{2}}$ nach den Potenzen von α. 1849. 1 ℳ 20 ₰.
A. SEEBECK, Ueber die Querschwingungen elastischer Stäbe. 1849. 1 ℳ
C. F. NAUMANN, Ueber die cyclocentrische Conchospirale u. über das Windungsgesetz v. Planorbis Corneus. 1849. 1 ℳ
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen (Widerstandsmessungen). 2. Abdruck. 1863. 3 ℳ
F. REICH, Neue Versuche mit der Drehwaage. 1852. 2 ℳ
M. W. DROBISCH, Zusätze zum Florentiner Problem. Mit 1 Taf. 1852. 1 ℳ 60 ₰
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen (Diamagnetismus). Mit 1 Taf. 2. Abdruck. 1867. 2 ℳ

ZWEITER BAND. (IV. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1855. brosch. Preis 20 ℳ.

M. W. DROBISCH, Ueber musikalische Tonbestimmung und Temperatur. Mit 1 Taf. 1852. 3 ℳ
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. I. Mit 18 Taf. 1852. 4 ℳ
P. A. HANSEN, Entwickelung des Products einer Potenz des Radius Vectors mit dem Sinus oder Cosinus eines Vielfachen der wahren Anomalie in Reihen, die nach den Sinussen oder Cosinussen der Vielfachen der wahren, excentrischen oder mittleren Anomalie fortschreiten. 1853. 3 ℳ
—— Entwickelung der negativen und ungraden Potenzen der Quadratwurzel der Function $r^2+r'^2-2rr'(\cos U\cos U'+\sin U\sin U'\cos J)$. 1854. 3 ℳ
O. SCHLÖMILCH, Ueber die Bestimmung der Massen und der Trägheitsmomente symmetrischer Rotationskörper von ungleichförmiger Dichtigkeit. 1854. 80 ₰
—— Ueber einige allgemeine Reihenentwickelungen und deren Anwendung auf die ellipt. Functionen. 1854. 1 ℳ 60 ₰
P. A. HANSEN, Die Theorie des Aequatoreals. 1855. 2 ℳ 40 ₰
C. F. NAUMANN, Ueber die Rationalität der Tangenten-Verhältnisse tautozonaler Krystallflächen. 1855. 1 ℳ
A. F. MÖBIUS, Die Theorie der Kreisverwandtschaft in rein geometrischer Darstellung. 1855. 2 ℳ

DRITTER BAND. (V. Bd.) Mit 15 Tafeln. hoch 4. 1857. brosch. Preis 19 ℳ. 20 ₰.

M. W. DROBISCH, Nachträge zur Theorie der musikalischen Tonverhältnisse. 1855. 1 ℳ 20 ₰
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Methode z. Berechn. d. absol Störung. d. klein. Planeten. 1. Abhdlg. 1856. 5 ℳ
R. KOHLRAUSCH und W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere Zurückführung der Stromintensitäts-Messungen auf mechanisches Maass. 2. Abdruck. 1859. 1 ℳ 60 ₰
H. D'ARREST, Resultate aus Beobachtungen der Nebelflecken und Sternhaufen. Erste Reihe. 1856. 2 ℳ 40 ₰
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 1. Abhdlg.: Ueb. d. Mess. d. atmosph. Elektricität nach absol. Maasse. M. 2 Taf. 1856. 6 ℳ
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. II. Mit 13 Taf. 1857. 4 ℳ

VIERTER BAND. (VI. Bd.) Mit 29 Tafeln. hoch 4. 1859. brosch. Preis 22 ℳ. 50 ₰.

P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Methode z. Berechn. d. absol. Störungen d. klein. Planeten. 2. Abhdlg. 1857. 4 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuchungen. 2. Abhdlg.: Ueber die thermo-elektr. Eigensch. des Boracites. 1857. 2 ℳ 40 ₰
—— Elektr. Untersuch. 3 Abhdl.: Ueber Elektricitätserregung zwischen Metallen und erhitzten Salzen. 1858. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Theorie der Sonnenfinsternisse und verwandten Erscheinungen. Mit 2 Taf. 1858. 6 ℳ
G. T. FECHNER, Ueber ein wicht. psychophys. Grundgesetz u. dessen Beziehung zur Schätzung der Sterngrössen. 1858. 2 ℳ
W. HOFMEISTER, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellentheilung wachsendem Endosperm. Mit 27 Taf. 1859. 8 ℳ

FÜNFTER BAND. (VII. Bd.) Mit 30 Tafeln. hoch 4. 1861. brosch. Preis 24 ℳ.

W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 4 Abhdlg.: Ueber das Verhalten d. Weingeistflamme in elektr. Beziehung. 1859. 2 ℳ
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckm. Meth. z. Berechn. d. absol. Störung. d. klein. Planeten. 3. Abhdlg. 1859. 7 ℳ 20 ₰.
G. T. FECHNER, Ueber einige Verhältnisse des binocularen Sehens. 1860. 5 ℳ 60 ₰.
G. METTENIUS, 2 Abhdlgen.: I. Beitr. z. Anatomie d. Cycadeen. Mit 5 Taf. II. Ueber Seitenknospen bei Farnen. 1860. 3 ℳ
W. HOFMEISTER, Neue Beitr. z. Kenntn. d. Embryobildung d. Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Mit 25 Taf. 1861. 8 ℳ

SECHSTER BAND. (IX. Bd.) Mit 10 Tafeln. hoch 4. 1864. brosch. Preis 19 ℳ. 20 ₰.

W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 5. Abhdl.: Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 1. Theil. 1861. — ℳ 60 ₰.
—— Messungen über die Absorption der chemischen Strahlen des Sonnenlichtes. 1862. 1 ℳ 20 ₰.
P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn. d. in d. Mondtafeln angewandten Störungen. 1. Abhdl. 1862. 9 ℳ
G. METTENIUS, Ueber den Bau von Angiopteris. Mit 10 Taf. 1863. 4 ℳ 40 ₰.
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbesondere über elektrische Schwingungen. 1864. 3 ℳ

SIEBENTER BAND. (XI. Bd.) Mit 5 Tafeln. hoch 4. 1865. brosch. Preis 17 ℳ.

P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechn. d. in d. Mondtafeln angewandten Störungen. 2. Abhdl. 1864. 9 ℳ
G. METTENIUS, Ueber die Hymenophyllaceae. Mit 5 Taf. 1864. 3 ℳ 60 ₰
P. A. HANSEN, Relationen einestheils zw. Summen u. Differenzen u. anderntheils zw. Integralen u. Differentialen. 1865. 2 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 6 Abhdl.: Maassbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 2. Theil. 1865. 2 ℳ 80 ₰.

ACHTER BAND. (XIII. Bd.) Mit 3 Tafeln. hoch 4. 1869. brosch. Preis 24 ℳ.

P. A. HANSEN, Geodätische Untersuchungen. 1865. 5 ℳ 60 ₰.
—— Bestimmung des Längenunterschiedes zwischen den Sternwarten zu Gotha und Leipzig, unter seiner Mitwirkung ausgeführt von Dr. Auwers und Prof. Bruhns im April des Jahres 1865. Mit 1 Figurentafel. 1866. 2 ℳ 80 ₰
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 7 Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. d. Bergkrystalles. M. 2 Taf. 1866. 2 ℳ 40 ₰
P. A. HANSEN, Tafeln der Egeria mit Zugrundelegung der in den Abhandlungen der K. S. Ges. d. Wiss. in Leipzig veröffentlichten Störungen dieses Planeten berechnet und mit einleitenden Aufsätzen versehen. 1867. 6 ℳ 80 ₰.
—— Von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1867. 9 ℳ

NEUNTER BAND. (XIV. Bd.) Mit 6 Tafeln. hoch 4. 1871. brosch. Preis 18 ℳ.

P. A. HANSEN, Fortgesetzte geodätische Untersuchungen, bestehend in zehn Supplementen zur Abhandlung von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1868. 5 ℳ 40 ₰
—— Entwickelung eines neuen veränderten Verfahrens zur Ausgleichung eines Dreiecksnetzes mit besonderer Betrachtung des Falles, in welchem gewisse Winkel vorausbestimmte Werthe bekommen sollen. 1869. 3 ℳ
—— Supplem. z. d. genannt. Untersuch. benannten Abhdlg., die Reduction d. Winkel eines sphäroid. Dreiecks betr. 1869. 2 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 8 Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. des Topases. Mit 4 Taf. 1870. 2 ℳ 40 ₰
P. A. HANSEN, Bestimmung der Sonnenparallaxe durch Venusvorübergänge vor der Sonnenscheibe mit besonderer Berücksichtigung des im Jahre 1874 eintreffenden Vorüberganges. Mit 2 Planigloben. 1870. 3 ℳ
G. T. FECHNER, Zur experimentalen Aesthetik. 1. Theil. 1871. 2 ℳ

*) Die eingeklammerten römischen Ziffern geben die Zahl des Bandes in der Reihenfolge der Abhandlungen beider Classen an.

DER

GANG DES MENSCHEN.

IV. THEIL:

ÜBER DIE BEWEGUNG DES FUSSES UND DIE AUF DENSELBEN EINWIRKENDEN KRÄFTE.

Von

OTTO FISCHER,

AUSSERORDENTLICHEM MITGLIEDE DER KÖNIGLICH SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN.

Des XXVI. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften

N° VII.

MIT 3 TAFELN UND 11 TEXTFIGUREN.

LEIPZIG

BEI B. G. TEUBNER.

1901.

Digitized by Google

HARVARD COLLEGE
APR 190
LIBRARY.
Farrar fund

Vorgetragen für die Abhandlungen am 4. März 1901.
Das Manuscript eingeliefert am 4. März 1901.
Den letzten Bogen druckfertig erklärt am 9 Mai 1901

Digitized by Google

DER

GANG DES MENSCHEN.

IV. THEIL:

ÜBER DIE BEWEGUNG DES FUSSES UND DIE AUF DENSELBEN EINWIRKENDEN KRÄFTE.

Von

OTTO FISCHER,

AUSSERORDENTLICHEM MITGLIEDE DER KÖNIGLICH SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN.

Digitized by Google

Inhaltsverzeichniss.

		Seite
	Einleitung	471
I.	Ueber die auf den Fuss einwirkenden Kräfte und ihre Drehungsmomente	477
II.	Die resultirenden Kräftepaare der Muskeln, der Schwere und der Effectivkräfte	501
III.	Die Bewegungsgleichungen der Füsse	509
IV.	Ueberblick über die Thätigkeit der Muskeln des Fusses beim Gehen	511
V.	Die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen des Fussschwerpunktes	517
VI.	Die Effectivkräfte und die linearen Bewegungsgrössen der beiden Füsse	540
	Rückblick	554

Digitized by Google

Einleitung.

Wie in der letzten Arbeit über den Gang des Menschen[1]) ausführlich dargelegt worden ist, erfordert die Untersuchung über das Wechselspiel der beim Gehen wirksamen Kräfte eine genaue Beschreibung des Ablaufs der Bewegung aller einzelnen Abschnitte des menschlichen Körpers. Da man den Theil der Mechanik, welcher die Bewegungen zunächst nur nach ihrer rein geometrischen Seite untersucht, ohne auf die Massen und Trägheitsmomente der bewegten Körper und auf die dabei thätigen Kräfte einzugehen, mit dem Namen „Kinematik" zu bezeichnen pflegt, so kann man auch als erstes Ziel der Untersuchung die Gewinnung einer Kinematik des menschlichen Ganges bezeichnen.

Die Aufgabe der Kinematik ist keineswegs damit erschöpfend gelöst, dass man die successiven Stellungen und Haltungen des menschlichen Körpers während eines Doppelschrittes bestimmt hat, wie es durch die früheren Theile der Untersuchung unter Zuhülfenahme der Momentphotographie erreicht worden ist. Man muss sich auch vor allen Dingen die Kenntniss der Geschwindigkeiten und Beschleunigungen verschaffen, mit denen die einzelnen Abschnitte des Körpers durch ihre aufeinanderfolgenden Lagen im Raume hindurchgehen. Erst wenn alle hierher gehörenden Probleme gelöst sind, kann man die Untersuchung auf die Ursachen der Bewegung ausdehnen und also die beim Gehen wirksamen Kräfte in die Betrachtung hereinziehen. Man hat es dann nicht mehr mit einer blossen Kinematik, sondern mit der Kinetik des menschlichen Ganges zu thun.

Die Kinetik besitzt in den Bewegungsgleichungen das Mittel, auf Grund der Kinematik des Ganges, sowie der Kenntniss der Massen und Trägheitsmomente und der äusseren Kräfte die beim

1) Abhandlungen der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathematisch-physische Classe Band XXVI, No. III.

Digitized by Google

Gehen im Innern des menschlichen Körpers thätigen Kräfte zu erschliessen. Diese Bewegungsgleichungen sind zwar an und für sich von ziemlich verwickelter Form[1]; sie lassen aber, wie schon im III. Theil der Untersuchung ganz allgemein dargelegt und an speciellen Beispielen erläutert worden ist, eine verhältnissmässig einfache Interpretation zu. Fasst man, um das Problem zu vereinfachen, das Gehen in erster Annäherung als eine ebene Bewegung auf, indem man die seitlichen Schwankungen des Körpers zunächst unberücksichtigt lässt, so findet man, dass jedem Abschnitte des menschlichen Körpers in gewissem Sinne eine bestimmte Bewegungsgleichung zugeordnet ist. Ausserdem sind nur noch zwei Bewegungsgleichungen vorhanden, welche sich auf die ebene, zur Gangebene parallele Bewegung des Gesammtschwerpunktes beziehen. Lässt man die vereinfachende Annahme einer ebenen Bewegung fallen, so gehören zur vollständigen Charakterisirung der Bewegung des Gesammtschwerpunkses drei Bewegungsgleichungen, da es sich dann um eine Bewegung von drei Graden der Freiheit handelt. Es entsprechen aber in diesem allgemeinen Falle auch jedem Körpertheil in der Regel mehr als eine Bewegungsgleichung; die Anzahl derselben kann höchstens drei sein, was damit zusammenhängt, dass infolge der eigenthümlichen Art der Gelenkverbindungen im menschlichen Körper ein jedes Glied mit höchstens drei Graden der Freiheit gegen ein Nachbarglied bewegt werden kann.

Die dem Gesammtschwerpunkt des menschlichen Körpers zugeordneten Bewegungsgleichungen lassen sich dazu verwenden, die auf den menschlichen Körper beim Gehen einwirkenden äusseren Kräfte für jeden Moment eines Doppelschrittes zu bestimmen, soweit dieselben nicht, wie die Schwere, von vornherein für jede Stellung des Körpers bekannt sind. Eine derartige Anwendung dieser Bewegungsgleichungen setzt vor Allem voraus, dass die Beschleunigung des Gesammtschwerpunktes für jeden Moment der Bewegung bekannt ist; denn die drei Bewegungsgleichungen besagen, dass in jedem Moment das Produkt aus der Gesammtmasse des menschlichen Körpers und der Beschleunigung seines Schwerpunktes gleich der Resultante sämmtlicher äusseren Kräfte ist.

1) Man vgl. No. I des XX. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften.

Digitized by Google

wenn man dieselben alle parallel nach dem Gesammtschwerpunkt verlegt denkt. Da, wie oben hervorgehoben wurde, die Bewegung des Gesammtschwerpunktes im Raume drei Grade der Freiheit besitzt, so wird seine Beschleunigung durch drei Componenten in vorgegebener Richtung eindeutig bestimmt. Dementsprechend sind die drei dem Gesammtschwerpunkt zukommenden Bewegungsgleichungen ein Ausdruck dafür, dass die Producte aus der Gesammtmasse und den Componenten der Beschleunigung des Gesammtschwerpunktes in drei zu einander senkrechten Richtungen (Gangrichtung, Seitenrichtung und verticale Richtung) gleich den zu diesen Richtungen gehörenden Componentensummen der äusseren Kräfte sind. Fasst man die Bewegung des Gesammtschwerpunktes als eine ebene auf, so berücksichtigt man dann im Grunde allein die Projection derselben auf die Gangebene und lässt die in die Seitenrichtung fallenden Componenten der Schwerpunktsbeschleunigung und der äusseren Kräfte ausser Betracht. Ausser der Schwere sind nur noch der Gegendruck und Reibungswiderstand des Fussbodens als äussere Kräfte für den menschlichen Körper aufzufassen, falls man den beim Gehen im geschlossenen Raume relativ geringen Luftwiderstand vernachlässigt. Die drei Bewegungsgleichungen des Gesammtschwerpunktes reichen daher aus, um den in verticaler Richtung wirkenden Gegendruck des Bodens und die beiden in die Gangrichtung und die Seitenrichtung fallenden Componenten des Reibungswiderstandes aus den drei Componenten der Beschleunigung des Gesammtschwerpunktes und der Gesammtmasse resp. dem Gewicht des menschlichen Körpers zu bestimmen. Diese Aufgabe ist im II. Theil[1]) der Untersuchung gelöst worden.

Während die Bewegungsgleichungen des Gesammtschwerpunktes das Hülfsmittel zur Bestimmung der äusseren Kräfte darstellen, ermöglichen die übrigen Bewegungsgleichungen die Ableitung der inneren Kräfte, welche beim Gehen im menschlichen Körper wirksam sind; sie lassen also insbesondere einen Schluss auf die Betheiligung der Muskeln bei der Locomotion zu. Die Muskeln wirken, wie schon im III. Theil ausführlich auseinander gesetzt worden ist, auf die zwischen ihren Insertions-

1) Abhandlungen der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathematisch-physische Classe Band XXV No. I.

Digitized by Google

stellen befindlichen Körpertheile mit Kräftepaaren ein; sie suchen also dieselben in Drehung zu versetzen. Ferner üben auch die äusseren Kräfte des ganzen Körpers auf die einzelnen Glieder im Allgemeinen Drehungsmomente aus. Endlich erfährt ein jeder Körpertheil noch eine drehende Einwirkung, welche aus dem Zusammenhange desselben mit den übrigen Gliedern des menschlichen Körpers herrührt. Dieselbe kommt in der Weise zu Stande, dass jede Bewegung der übrigen Körpertheile zu einem Druck auf den betreffenden Körpertheil in einem der Gelenke des letzteren Veranlassung giebt. Es wirken demnach auf jedes Glied des menschlichen Körpers bei irgend einer Bewegung im Allgemeinen drei Arten von Drehungsmomenten ein. Unter dem Einfluss derselben dreht sich der Körpertheil dann gerade so, als ob er vom übrigen Körper losgelöst und in seinem Schwerpunkte drehbar aufgehängt wäre, während natürlich gleichzeitig dieser Schwerpunkt selbst sich im Allgemeinen fortbewegt. Es gelten daher für den Körpertheil die Bewegungsgleichungen der Drehung eines einzigen starren Körpers um einen festen Punkt. Dies ist, wie im III. Theil der Untersuchung ausführlich nachgewiesen wurde, die Bedeutung der übrigen Bewegungsgleichungen, von denen im Falle ebener Bewegung einem jeden Körpertheil eine, und im allgemeinen Falle räumlicher Bewegung zwei oder drei bestimmte zugeordnet sind.

Fasst man nur die ebene Bewegung des Körpers ins Auge, so sagt demnach die einem Körpertheil zugeordnete Bewegungsgleichung aus, dass das Product aus dem Trägheitsmoment desselben für die zur Gangebene senkrechte Axe durch seinen Schwerpunkt und der Winkelbeschleunigung um dieselbe Axe gleich der Summe der drei Arten von Drehungsmomenten ist, welche von den Muskeln, den äusseren Kräften und der Bewegung der übrigen Körpertheile herrühren. Da alle in diesen Bewegungsgleichungen auftretenden Grössen mit Ausnahme des resultirenden Drehungsmomentes der Muskeln sich bestimmen lassen, nachdem man eine Kinematik des menschlichen Ganges gewonnen hat, so kann man also die Gleichungen dazu verwenden, das resultirende Drehungsmoment der Muskeln für jeden Körpertheil zu berechnen. Beachtet man noch, dass ein Muskel stets auf mehrere, mindestens auf zwei Körpertheile drehend einwirkt, so tritt die unbekannte Spannung eines jeden Muskels in mehreren zu ver-

Digitized by Google

schiedenen Körpertheilen gehörenden resultirenden Drehungsmomenten der Muskeln auf. Für die kinematische Untersuchung des Ganges war der menschliche Körper aus 12 Abschnitten zusammengesetzt angenommen worden, welche mit grosser Annäherung beim Gehen als starre Massen aufgefasst werden konnten. Demnach kann sich die auf kinematischer Grundlage fussende Untersuchung über die Kinetik des Ganges nur mit den Muskeln befassen, welche sich zwischen verschiedenen der 12 Körpertheile erstrecken; sie kann aber keinesfalls auf Muskeln ausgedehnt werden, welche ganz in einen der 12 Abschnitte, also z. B. in das als starr aufgefasste System „Unterarm plus Hand" hineinfallen. Die Voraussetzung, dass ein jeder der 12 Abschnitte sich wie eine starre Masse verhält, involvirt ja die Annahme, dass die Muskeln, deren beide Insertionsstellen ein und demselben Abschnitt angehören, wie dies z. B. bei den sämmtlichen Muskeln der Fall ist, die ihren Ursprung am Unterarm besitzen, bei der Hervorbringung der Bewegung des Gehens nicht activ betheiligt sind. Könnte man nun die sämmtlichen in Folge der besonderen Art der Zergliederung des menschlichen Körpers überhaupt nur in Frage kommenden Muskeln in 12 Gruppen in der Weise zusammenfassen, dass die Muskeln einer Gruppe in gleichem Sinne auf die einzelnen Abschnitte einwirken, so wäre damit auch die Möglichkeit gegeben, für jeden Moment der Bewegung, die einer jeden Gruppe zukommende Gesammtspannung aus den 12 resultirenden Drehungsmomenten der Muskeln abzuleiten. Es handelt sich dann, algebraisch gesprochen, nur um die Auflösung von 12 Gleichungen einfachster Art mit 12 Unbekannten. Man hätte also garnicht nöthig, zur Bestimmung der Muskelspannungen ein besonderes Minimum-Princip, wie das der kleinsten Anstrengung, zu Rathe zu ziehen. Die weitere Untersuchung wird lehren, ob und in wie weit eine solche Zusammenfassung in Gruppen gleichsinnig wirkender Muskeln möglich ist.

Die Interpretation der einem bestimmten Körpertheil zukommenden Bewegungsgleichungen lässt in jedem Falle deutlich erkennen, welche kinematischen Daten die kinetische Untersuchung als bekannt voraussetzen muss; sie giebt also Fingerzeige, auf welche Punkte die Untersuchung der Bewegung des betreffenden Gliedes vor allen Dingen zu achten hat. Aus diesem Grunde erweist es sich als nothwendig, vor der Analyse der Bewegung

Digitized by Google

eines Körpertheils die Bedeutung der zugehörigen Bewegungsgleichungen für die verschiedenen Perioden des Ganges klarzulegen, und insbesondere die Arten der auf denselben einwirkenden Kräfte und den Einfluss festzustellen, den der Körpertheil aus der Bewegung der übrigen Abschnitte des menschlichen Körpers erfährt.

Der vorliegende IV. Theil der Untersuchung über den Gang des Menschen soll sich mit der Bewegung des Fusses beschäftigen. Es wird daher den Gegenstand eines ersten Abschnittes bilden müssen, für die einzelnen innerhalb eines Doppelschrittes liegenden Perioden die am Fusse angreifenden Kräfte aufzusuchen, ohne zunächst sich auf die Bestimmung ihrer Grösse einzulassen. Hierdurch wird es möglich, die Bewegungsgleichungen des Fusses auf elementare und anschauliche Weise abzuleiten und einen klaren Einblick in das Wechselspiel der wirksamen Kräfte zu gewinnen, ohne die allgemeinen Differentialgleichungen von Lagrange zu Hülfe zu nehmen. Die weitere Untersuchung wird infolgedessen auch demjenigen leicht verständlich werden, welcher die Methoden der Differential- und Integralrechnung und das Wesen einer Differentialgleichung nicht kennt. Da die Methode, nach welcher diese Bewegungsgleichungen elementar abgeleitet werden können, schon im III. Theil der Untersuchung über den Gang des Menschen allgemein dargelegt worden ist, so kann es sich hier im Grunde nur darum handeln, die dort erörterten Grundsätze auf den speciellen Fall des Fusses anzuwenden. Die übrigen Abschnitte dieser Arbeit werden sich dann auf die Kinematik des Fusses beziehen.

Digitized by Google

I. Ueber die auf den Fuss einwirkenden Kräfte und ihre Drehungsmomente.

Die Kräfte, welche dem Fuss beim Gehen seine Bewegung ertheilen, lassen sich in vier verschiedene Arten eintheilen, je nachdem dieselben der Contraction von Muskeln, der Anziehungskraft der Erde, der Reaction des Fussbodens oder dem Gelenkzusammenhang des Fusses mit den übrigen Abschnitten des Körpers ihre Entstehung verdanken. Diese vier Arten setzen dann die drei Gruppen von Drehungsmomenten zusammen, von denen früher die Rede gewesen ist.

Was zunächst den Einfluss der activ sich contrahirenden, oder auch nur elastisch gespannten Muskeln anlangt, so ist zu beachten, dass bei jedem über das Fussgelenk hinwegziehenden Muskel unmittelbar nur die in der Richtung vom Ansatz nach dem Ursprung hin ziehende Muskelkraft auf den Fuss einwirkt. Die entgegengesetzt gleiche Kraft, welche die Richtung vom Ursprung nach dem Ansatz hin besitzt, macht sich erst durch Vermittelung des Fussgelenks als Componente des Drucks im Gelenk geltend.

Die Anziehungskraft der Erde äussert sich unmittelbar als vertical nach unten ziehende, im Schwerpunkt des Fusses angreifende Kraft, deren Grösse gleich dem Gewicht des Fusses ist. Aber auch das Gewicht des ganzen übrigen Körpers übt einen Einfluss auf die Bewegung des Fusses aus, indem unter den im Fussgelenk auftretenden Druckkräften sich eine vertical nach unten gerichtete Componente vorfindet, welche gleich dem Gewichte des ganzen Körpers mit Ausnahme des Fusses ist.

Die Reaction des Fussbodens gegen den auf ihn ausgeübten Druck kann natürlich nur dann unmittelbar als äussere Kraft auf den Fuss einwirken, wenn der letztere auf dem Boden aufsteht. Aber auch in dem Falle, wo der Fuss vom Boden abgelöst ist, übt die nunmehr allein am anderen Fuss direct angreifende

Digitized by Google

Reactionskraft mittelbar einen Einfluss aus, indem sie wiederum unter den Componenten des Druckes im Gelenk des schwebenden Fusses auftritt. Die Reactionskraft des Bodens lässt sich beim Gehen, wie schon im II. Theil der Untersuchung über den Gang des Menschen ausführlich abgeleitet worden ist, unter Vernachlässigung des Luftwiderstandes als Resultante aus zwei Componenten auffassen, von denen die eine gleich dem Gewicht des ganzen Körpers ist, aber vertical nach oben wirkt, während die andere gleich der Effectivkraft des Gesammtschwerpunktes ist; die letztere wird für jeden Moment der Bewegung durch das Product aus der Gesammtmasse des Körpers und der Beschleunigung des Gesammtschwerpunktes gemessen. Die Reactionskraft des Bodens wirkt entweder nur auf einen Fuss, oder sie vertheilt sich in bestimmter Weise auf beide Füsse; das letztere findet statt, wenn beide Füsse mit dem Boden in Berührung sind. Auch in der Periode des Aufstehens eines einzigen Fusses kann sie auf mehrere Angriffstellen an der Fusssohle vertheilt sein. Dies ist z. B. der Fall, während der Fuss mit der ganzen Sohle auf dem Boden aufsteht.

Was nun endlich den Druck im Fussgelenk anlangt, der ebenfalls als äussere Kraft für den Fuss aufgefasst werden muss, wenn man die Bewegung des letzteren so betrachten will, als ob der Fuss ganz vom übrigen Körper abgelöst wäre, so sind eine Reihe seiner Componenten schon angeführt worden. Zu denselben kommt nur noch die Componente hinzu, welche von der Bewegung des Schwerpunktes des Systems abhängt, das übrig bleibt, wenn man den Fuss vom Körper lostrennt. Diese Componente ist an Grösse gleich der Effectivkraft des Schwerpunktes dieses Theilsystems, sie besitzt aber die entgegengesetzte Richtung. Denkt man sich in dem letzteren Schwerpunkte eine Kraft angebracht, welche seiner Effectivkraft entgegengesetzt gleich ist, und zählt dieselbe den übrigen an dem Theilsystem angreifenden äusseren Kräften hinzu, so erhält man, wie aus den im III. Theil angestellten Erörterungen hervorgeht, den Druck auf das Fussgelenk, indem man die sämmtlichen äusseren Kräfte des Theilsystems parallel nach dem Mittelpunkt des Fussgelenkes verlegt. Der Satz hat in dieser Form jedoch strenge Gültigkeit nur solange, als man die Bewegung des Gehens als ebene Bewegung auffassen kann. Geht man zu der räumlichen Bewegung über, so darf man die

Digitized by Google

äusseren Kräfte des Theilsystems genau genommen im Allgemeinen nicht nach einem einzigen Punkte der Axe des oberen Sprunggelenkes verlegen, sondern es werden den einzelnen Componenten des Druckes in der Regel verschiedene Punkte der Gelenkaxe zum Angriff dienen. Auf diese etwas verwickelten Verhältnisse näher einzugehen, liegt so lange keine Veranlassung vor, als die Annahme einer ebenen Bewegung des Gehens aufrecht erhalten werden kann. Handelt es sich nur darum, die Grösse der Druckkraft im Fussgelenk zu bestimmen, ohne der Frage näher zu treten, wodurch die einzelnen Componenten derselben hervorgerufen werden, so kann man auch die Effectivkraft des Fussschwerpunktes dazu verwenden. Denn es muss, wie schon früher allgemein auseinandergesetzt worden ist, der Druck, welcher im Fussgelenk von Seiten des übrigen Körpers auf den Fuss ausgeübt wird, gerade so gross sein, dass er im Verein mit den sämmtlichen am Fuss angreifenden äusseren Kräften dem Fussschwerpunkt seine Beschleunigung ertheilt. Daraus geht aber hervor, dass eine Componente des Druckes gleich der Effectivkraft des Fussschwerpunktes selbst ist, während die anderen den nach dem Fussgelenk verlegten äusseren Kräften des Fusses entgegengesetzt gleich sind. Natürlich ist die auf diese Weise zusammengesetzte Druckkraft mit der aus den äusseren Kräften des oben erwähnten Theilsystems abgeleiteten identisch. Es wird sich im Verlaufe der weiteren Untersuchung zeigen, dass man unter Benutzung der zweiten Methode der Ableitung des Druckes im Fussgelenk direct zu den drei Gruppen von Kräftepaaren geführt wird, mit denen alle am Fusse angreifenden Kräfte denselben um eine Axe durch seinen Schwerpunkt zu drehen streben.

Es sollen nun für die einzelnen Perioden eines Doppelschrittes die auf den Fuss einwirkenden Kräfte dargestellt und zu den drehenden Kräftepaaren zusammengefasst werden. Den Erörterungen mögen die Verhältnisse am rechten Fuss zu Grunde gelegt werden. Die Resultate lassen sich aber ohne Weiteres auf die Bewegung des linken Fusses übertragen. Man hat nur in Rücksicht zu ziehen, dass bei regelmässigem und absolut symmetrischem Gange der linke Fuss die Bewegungen des rechten Fusses nach Ablauf der Dauer eines einfachen Schrittes in zur Gangebene symmetrischer Weise wiederholt. Zieht man nur die ebene Bewegung in Betracht, bekümmert sich also nicht um die

Digitized by Google

seitlichen, zur Gangebene senkrechten Schwankungen, so stellt sich sogar eine genaue Uebereinstimmung zwischen der Bewegung des rechten Fusses und der nach Ablauf eines einfachen Schrittes stattfindenden Bewegung des linken Fusses ein.

Nachdem die wirksamen Kräfte aufgefunden sind, lässt sich in jedem Falle in ungezwungener Weise die auf die Drehung um die Schwerpunktsaxe bezügliche Bewegungsgleichung aufstellen.

In der Periode des Schwingens, in welcher der rechte Fuss nicht mit dem Fussboden in Berührung ist, kommen von den oben aufgezählten vier Arten von Kräften die Componenten der Bodenreaction am schwingenden Fusse in Wegfall. Es gestalten sich daher die Verhältnisse besonders einfach. Da unter der Annahme ebener, zur Gangebene paralleler Bewegung, nur die Drehungen des Fusses um die zur Gangebene senkrechte Schwerpunktsaxe zu berücksichtigen sind, so kommen nur zweierlei Arten von Muskeln in Betracht, nämlich solche, welche den rechten Fuss von der rechten Seite aus gesehen im Sinne des Uhrzeigers zu drehen streben, und solche, welche die entgegengesetzte Drehung hervorzubringen suchen. Die Bewegung im Fussgelenk kommt hierbei gar nicht in Frage, weil man ja den Fuss zum Zwecke der Aufstellung der Bewegungsgleichung wie einen vom übrigen Körper losgelösten starren Körper aufzufassen hat. Es ist auch keineswegs immer die Drehung des rechten Fusses im Sinne des Uhrzeigers von Plantarflexion im Fussgelenk, und die Drehung des Fusses im entgegengesetzten Sinne wie der Uhrzeiger von Dorsalflexion im Fussgelenk begleitet. Aus dem im III. Theil gegebenen Ueberblick über die Bewegungen der unteren Extremität[1]) geht vielmehr hervor, dass beispielsweise kurz vor dem Aufsetzen des rechten Fusses auf den Boden Dorsalflexion im Fussgelenk stattfindet, während der Fuss selbst sich im Sinne des Uhrzeigers dreht. Weiterhin ist hervorzuheben, dass, während der Fuss mit ganzer Sohle auf dem Boden aufsteht und gar keine Drehung im Raume ausführt, im Fussgelenk ebenfalls Dorsalflexion ausgeführt wird. Andererseits ist in der letzten Hälfte der Periode des Schwingens Plantarflexion im Fussgelenk zu constatiren, während der Fuss selbst sich im Raume umgekehrt wie der Uhrzeiger dreht. Daraus geht aber hervor, dass es für die folgenden Betrachtungen

1) Vgl. die Tafeln V, VI und VII des III. Theiles.

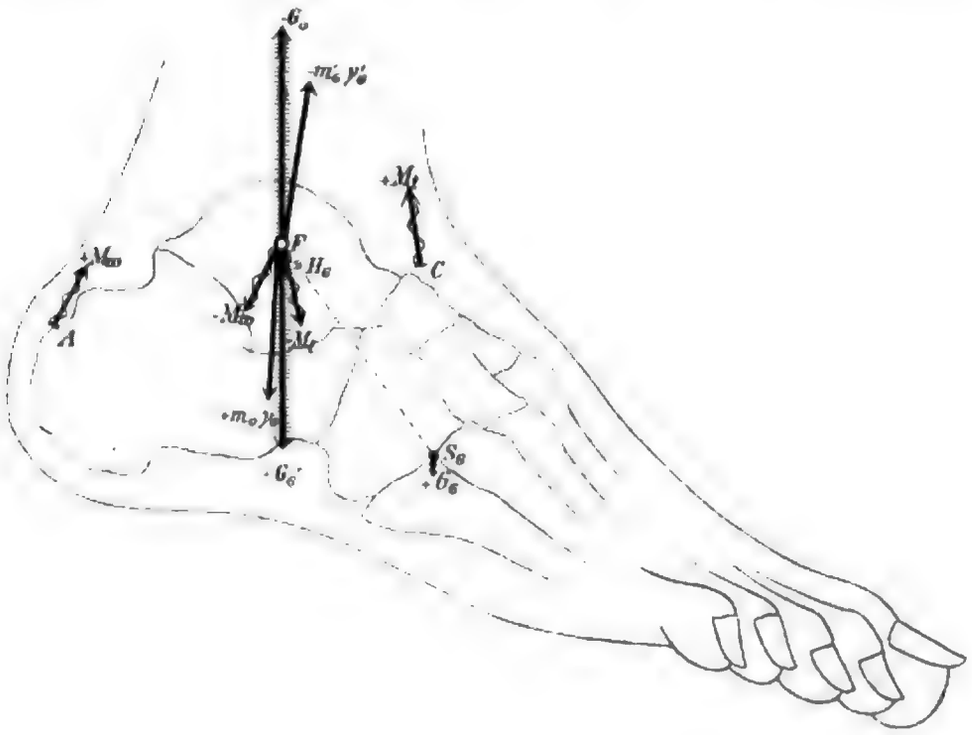
Digitized by Google

gar nicht darauf ankommt, wie ein Muskel auf das Fussgelenk einwirkt, sondern nur darauf, in welchem Sinne und mit welchem Moment derselbe den Fuss im Raume um die zur Gangebene senkrechte Schwerpunktsaxe zu drehen strebt.

Es lässt sich nun leicht nachweisen (vgl. S. 487), dass alle Muskeln, welche in der Projection des ganzen Fusses auf die Gangebene hinter der Axe des Talocruralgelenks vorüberziehen, den rechten Fuss von der rechten Seite aus gesehen im Sinne des Uhrzeigers, die vor der Gelenkaxe vorüberziehenden Muskeln dagegen denselben im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers zu drehen streben, so lange die resultirende Zugrichtung in der Projection auf die Gangebene nicht gerade durch den Gelenkpunkt hindurchgeht. Da bei den folgenden Betrachtungen principieller Art zunächst noch nicht entschieden werden kann, welche Muskeln und mit welcher Spannung dieselben in jedem Momente eines Doppelschrittes thätig sind, sondern nur dargelegt werden soll, in welcher Weise die Muskeln, wenn sie überhaupt in den Bewegungsvorgang eingreifen, den Fuss zu drehen suchen, so genügt es, aus jeder der beiden Gruppen von Muskeln einen Repräsentanten auszuwählen. Die bei diesem gewonnenen Ergebnisse lassen sich dann mutatis mutandis auf jeden Muskel derselben Gruppe übertragen. Als Repräsentant der Muskeln, welche den Fuss im Sinne des Uhrzeigers um die Schwerpunktsaxe zu drehen suchen, möge in allen Fällen die gesammte an der Achillessehne ziehende Wadenmuskulatur verwendet werden. Dieselbe wirkt unmittelbar auf den Fuss wie eine im Punkte A des Calcaneus (vgl. Fig. 1 und die folgenden Figuren) angreifende Kraft in der Richtung der Achillessehne. Die Intensität dieser Kraft, welche mit der jeweiligen Gesammtspannung der Wadenmuskulatur für ihren gesamten physiologischen Querschnitt identisch ist, sei in Zukunft immer mit M_w bezeichnet. Als Repräsentant der Muskeln, welche den Fuss bei ebener Bewegung im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers um die zur Gangebene senkrechte Schwerpunktsaxe zu drehen suchen, sei immer der M. tibialis anterior angenommen. Dieser Muskel wirkt unmittelbar auf den Fuss wie eine Kraft ein, deren Angriffspunkt nicht an einer Stelle der Ansatzflächen des Muskels am ersten Keilbein und ersten Metatarsalknochen, sondern in dem Punkte C (Fig. 1 ff.) zu suchen ist, an welchem die Sehne des Muskels das Ligamentum cruciatum cruris verlässt, um sich nach dem Liga-

Digitized by Google

mentum transversum cruris hinüberzuspannen. Die Richtung der in C angreifenden Kraft wird durch die Richtung des zwischen beiden Bändern hinziehenden kleinen Stücks der Sehne angegeben, hat aber mit dem übrigen Verlauf der Muskelfasern gar nichts zu thun. Die auf den ganzen physiologischen Querschnitt des Muskels bezogene Gesammtspannung des M. tibialis anterior sei in der Zukunft immer mit M_t bezeichnet. Die beiden Kräfte M_w und M_t finden sich in Figur 1 und den folgenden Figuren eingezeichnet, ohne dass durch die Länge der zu ihrer Darstellung



Figur 1. (Periode des Schwingens.)

verwendeten Strecken schon jetzt etwas über ihre wahre Grösse ausgesagt werden soll. Nur so viel ist von vornherein wahrscheinlich, dass in bestimmten Phasen des Ganges die hinteren, in anderen die vorderen Muskeln mit grösserer Kraft auf den Fuss einwirken. Es ist fernerhin auch anzunehmen, dass in der Regel nur eine der beiden Gruppen in active Contraction versetzt wird, während die Muskeln der anderen Gruppe nur durch ihre elastische Spannung auf den Fuss einwirken; in diesem Falle würde dann der Unterschied zwischen den beiden Kraftstrecken verhältnissmässig gross sein müssen. Da die weitere Untersuchung ja

Digitized by Google

gerade erst darauf hinausläuft, die Spannungen der einzelnen Muskeln, resp. Muskelgruppen zu bestimmen, so kann die Grösse derselben natürlich nicht a priori vollkommen richtig geschätzt werden. So viel, um irrthümlichen Deutungen der Grössen der einzelnen Muskelkräfte in den folgenden Figuren vorzubeugen.

Ausser den Muskelkräften M_w und M_t wirkt in der Periode des Schwingens ferner das Gewicht des Fusses selbst als äussere Kraft. Bezeichnet man, wie schon im II. Theil, den Schwerpunkt des rechten Fusses mit S_6 und das Gewicht desselben mit G_6, so hat man also im Punkte S_6 eine Kraft von der Grösse G_6 vertical nach unten ziehend. Es ist in Figur 1 diese Kraft etwas grösser gezeichnet worden, als sie sich im Vergleich zu den ebenfalls in der Figur 1 vorkommenden Gewichtskräften G_0 und G_6', welche bezüglich dem Gesammtgewicht des menschlichen Körpers und dem Gewicht des ganzen Körpers ohne den rechten Fuss entsprechen, stellen würde. Es fiele aber entweder G_6 zu klein oder G_0 und ebenso G_6' zu gross aus, wenn man den wahren Verhältnissen Rechnung tragen wollte. Es kommt ja bei diesen principiellen Erörterungen auch hier nur auf die Art der drehenden Einwirkung der einzelnen Gewichtskräfte an. Die wahre Grösse der Kräfte und der von ihnen hervorgerufenen Drehungsmomente kommt vorläufig noch nicht in Betracht, obgleich man in diesem Falle beide von vornherein genau angeben kann.

Endlich ist in der Periode des Schwingens als dritte und letzte Art von Kräften des rechten Fusses die Druckeinwirkung im Fussgelenk in Rücksicht zu ziehen. Der Punkt, in welchen sich bei der angenommenen ebenen Bewegung des rechten Fusses die Axe des oberen Sprunggelenks projicirt, sei kurz mit F und nicht, wie früher im II. Theil aus anderen Gründen mit $G_{4,6}$ bezeichnet. Dies empfiehlt sich hier, wo der rechte Fuss allein, ausser Zusammenhang mit dem übrigen Körper, in Betracht gezogen wird, schon deshalb, um einer Verwechslung mit den ebenfalls durch den Buchstaben G bezeichneten Gewichtskräften vorzubeugen. Die in F angreifende Druckkraft soll nun nicht selbst, sondern stets durch ihre einzelnen Componenten dargestellt werden. Diese Componenten sind nach den früheren Auseinandersetzungen nichts anderes als die sämmtlichen nach F verlegten äusseren Kräfte, welche auf das nach Hinwegnahme des rechten Fusses übrig bleibende Körpersystem einwirken. Man hat nur nicht

Digitized by Google

ausser Acht zu lassen, dass unter diese äusseren Kräfte die Reaction des Bodens am linken Fuss, und vor allen Dingen die im Schwerpunkte dieses Theilsystems in entgegengesetzter Richtung anzubringende Effectivkraft zu rechnen ist.

Bezeichnet man mit m_6' die Masse des ganzen Körpers ohne den rechten Fuss und mit γ_6' die jeweils vorhandene Beschleunigung des zugehörigen Schwerpunktes S_6', so beträgt die Effectivkraft des erwähnten Theilsystems $m_6'\gamma_6'$. Die aus der Bewegung von S_6' herrührende Componente des Druckes in F ist demnach $-m_6'\gamma_6'$, wobei das negative Vorzeichen andeuten soll, dass diese Kraft die entgegengesetzte Richtung wie die Effectivkraft selbst besitzt.

Ferner wirkt im Schwerpunkte S_6' noch das Gewicht des Theilsystems als äussere, und zwar vertical nach unten ziehende Kraft auf dasselbe ein. Bezeichnet man dieses Gewicht, welches nur um das Gewicht G_6 des Fusses kleiner ist, als das Gesammtgewicht des menschlichen Körpers, mit G_6', so stellt sich als zweite Componente des Druckes in F die vertical nach unten gerichtete Gewichtskraft $+G_6'$ ein.

Die in der Periode des Schwingens am linken Fuss allein angreifende Reaction des Fussbodens besteht aus zwei Componenten. Die eine ist der im Gesammtschwerpunkt des Körpers angreifenden Gewichtskraft G_0 entgegengesetzt gleich, wirkt also vertical nach oben. Die andere ist gleich und gleichgerichtet der Effectivkraft des Gesammtschwerpunktes, besitzt also die Grösse $m_0\gamma_0$, wenn unter m_0 die Gesammtmasse des menschlichen Körpers und unter γ_0 die jeweils vorhandene Beschleunigung des Gesammtschwerpunktes verstanden wird. Es resultiren daher aus der Reaction des Fussbodens als dritte und vierte Componente des Druckes in F die beiden Kräfte $-G_0$ und $+m_0\gamma_0$, wobei das negative Vorzeichen von G_0 andeuten soll, dass die Gewichtskraft vertical nach oben in Rechnung zu ziehen ist.

Endlich giebt noch jeder auf den Fuss einwirkende Muskel Veranlassung zu einer weiteren Componente des Druckes in F. Der Ursprung eines jeden dieser Muskeln liegt ja an dem nach Wegnahme des rechten Fusses übrig bleibenden Theilsystem, während sein Ansatz dem rechten Fusse selbst angehört. Es stellt daher die im Ursprung eines solchen Muskels angreifende und nach dem Ansatz hinziehende Muskelkraft für das Theilsystem

Digitized by Google

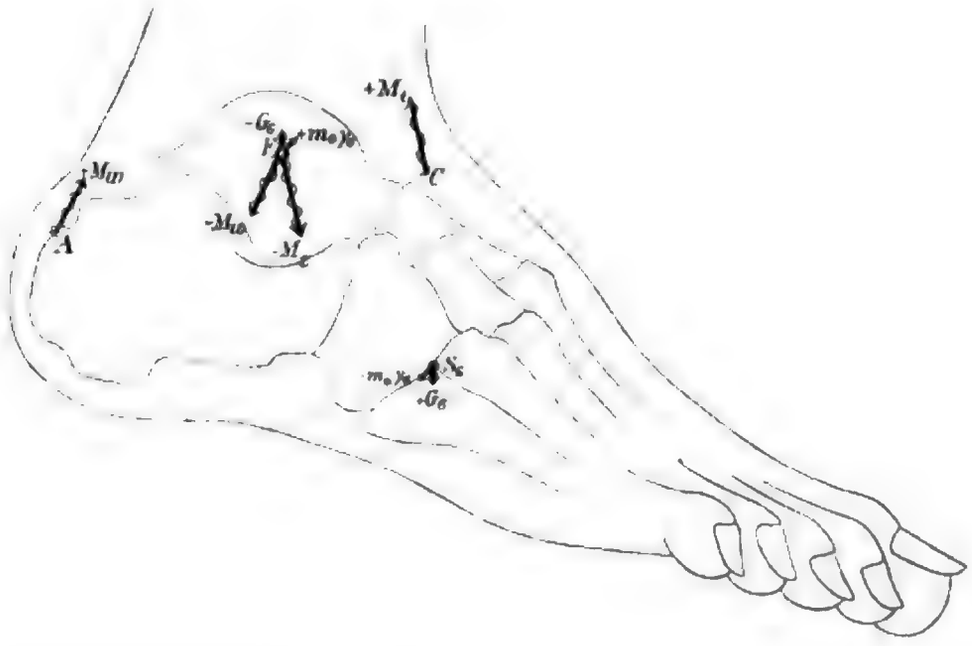
eine äussere Kraft dar, welche stets der am Fusse unmittelbar angreifenden Muskelkraft entgegengesetzt gleich ist, d. h. also zwar die gleiche Grösse, aber die entgegengesetzte Richtung wie diese besitzt. Demnach verursachen die beiden Repräsentanten für die vordere und hintere Muskelgruppe im Punkte F eine Druckcomponente, welche gleich aber entgegengesetzt der in A angreifenden Muskelkraft M_w, und eine solche, welche entgegengesetzt gleich der in C angreifenden Muskelkraft M_t ist. Diese beiden Componenten sind consequenter Weise mit $-M_w$ und $-M_t$ zu bezeichnen, wenn man den in A und C angreifenden Muskelkräften das positive Vorzeichen beilegt.

So setzt sich denn während der Periode des Schwingens in jedem Moment der Druck, welcher von Seiten des Theilsystems im Gelenkmittelpunkt F auf den rechten Fuss ausgeübt wird, aus den sechs Componenten $-M_w$; $-M_t$; $+G_6'$; $-G_0$; $+m_0\gamma_0$ und $-m_6'\gamma_6'$ zusammen, wie es in Figur 1 dargestellt worden ist. Es ist leicht einzusehen, dass sowohl die beiden Gewichtskräfte $+G_6'$ und $-G_0$, als auch die beiden Effectivkräfte $+m_0\gamma_0$ und $-m_6'\gamma_6'$ sich in einfacher Weise zu einer Resultante zusammensetzen lassen. Da die vertical nach unten wirkende Gewichtskraft $+G_6'$ um das Gewicht G_6 des rechten Fusses kleiner ist als die vertical nach oben wirkende Gewichtskraft $-G_0$, so besitzen sie als Resultante eine vertical nach oben wirkende Kraft, deren Grösse gleich dem Gewicht G_6 des rechten Fusses ist; diese Resultante ist demnach mit $-G_6$ zu bezeichnen. Die beiden Effectivkräfte $+m_0\gamma_0$ und $-m_6'\gamma_6'$ besitzen dagegen als Resultante die Effectivkraft $m_6\gamma_6$ des Schwerpunktes vom rechten Fusse. Dies ist einfach eine Folge davon, dass der Gesammtschwerpunkt S_0 des ganzen Körpers sich als Schwerpunkt der beiden im Fussschwerpunkt S_6 und im Schwerpunkt S_6' des oben definirten Theilsystems concentrirt gedachten Massen m_6 und m_6' auffassen lässt. Daraus ergiebt sich zunächst nach einem bekannten Satze der Mechanik, dass die in S_0 angreifende Effectivkraft $m_0\gamma_0$ sich als Resultante der beiden in S_6 und S_6' angreifenden Effectivkräfte $m_6\gamma_6$ und $m_6'\gamma_6'$ darstellt. Dies ist aber nur ein anderer Ausdruck der oben behaupteten Beziehung zwischen den Effectivkräften. Denn, wenn $m_0\gamma_0$ die Resultante von $m_6\gamma_6$ und $m_6'\gamma_6'$ darstellt, so ist auch $m_6\gamma_6$ die Resultante von $m_0\gamma_0$ und der Kraft $-m_6'\gamma_6'$, welche der Effectivkraft $m_6'\gamma_6'$ entgegengesetzt gleich ist.

Digitized by Google

Es reduciren sich also die oben angeführten sechs Componenten des Druckes in F auf die vier: $-M_w$; $-M_t$; $-G_6$ und $+m_6\gamma_6$. Dies ist in der beifolgenden Figur 2 zum Ausdruck gebracht worden.

Zu dem gleichen Resultat gelangt man direct, wenn man den Druck in F auf die oben angegebene zweite Art bestimmt. Die Druckkraft in F muss ja gerade so gross sein, dass sie im Verein mit den äusseren am rechten Fuss angreifenden Kräften demselben seine Beschleunigung γ_6 ertheilt. Die Effectivkraft $m_6\gamma_6$



Figur 2. (Periode des Schwingens.)

stellt sich demnach als Resultante dieser Druckkraft und den sämmtlichen äusseren am rechten Fuss unmittelbar angreifenden Kräften dar. Daraus folgt aber umgekehrt, dass die Druckkraft in F die Effectivkraft $+m_6\gamma_6$ und die drei in entgegengesetzter Richtung genommenen äusseren Kräfte des rechten Fusses: $-M_w$; $-M_t$; und $-G_6$ zu Componenten besitzt.

Aus Figur 2 sind nun ohne Weiteres die einzelnen Kräftepaare zu erkennen, mit denen die verschiedenen Kräfte den Fuss zu drehen streben. Dieselben treten besonders durch den Umstand deutlich hervor, dass für jede Art von Kräften eine besondere Bezeichnungsweise angewendet wurde. So sind alle Muskelkräfte

Digitized by Google

durch eine die Strecke durchziehende Wellenlinie und die Schwerkräfte durch kleine Querstriche ausgezeichnet, während die Effectivkräfte durch einen blossen Pfeil dargestellt sind.

Es bilden zunächst die in A angreifende Muskelkraft $+ M_w$ und die in F angreifende Gegenkraft $- M_w$ ein Kräftepaar, welches den Fuss im Sinne des Uhrzeigers zu drehen strebt. Der Arm dieses Kräftepaares ist gleich dem Abstand der resultirenden Zugrichtung der Wadenmuskeln von dem Gelenkmittelpunkt F und das Moment desselben gleich dem Product aus diesem Abstand und der Gesammtspannung M_w. Ein zweites Kräftepaar, dessen Moment sich in entsprechender Weise berechnet, wird durch die in C und F angreifenden Kräfte $+ M_t$ und $- M_t$ dargestellt; dasselbe wirkt im umgekehrten Sinne wie der Uhrzeiger drehend ein. Die Momente dieser beiden Kräftepaare, welche kurz die auf den rechten Fuss ausgeübten Drehungsmomente dieser Muskeln heissen sollen, besitzen daher entgegengesetzte Vorzeichen. Im gleichen Sinne wie die Wadenmuskeln würden alle hinter der Gelenkaxe vorüberziehenden, und in demselben Sinne wie der M. tibialis anterior alle vor der Axe liegenden Muskeln den Fuss zu drehen suchen. Denkt man sich für alle einzelnen Muskeln die Drehungsmomente in dieser Weise bestimmt, so stellt die algebraische Summe derselben das schon im III. Theil der Untersuchung eingeführte[1]) „resultirende Drehungsmoment der Muskeln“ dar. Dieser Ausdruck enthält soviel unbekannte Spannungen, als Muskeln in Frage kommen. Es ist dabei sogar das Drehungsmoment der Wadenmuskulatur als Summe zweier Drehungsmomente anzuschreiben, da der M. gastrocnemius auch über das Kniegelenk hinwegzieht, während der M. soleus seinen Ursprung schon am Unterschenkel besitzt, beide also im Allgemeinen durchaus nicht die gleiche Spannung zu haben brauchen.

Die Schwere wirkt in der Periode des Schwingens nur mit einem verhältnissmässig sehr kleinen Drehungsmoment ein. Das wirksame Kräftepaar wird durch die beiden in S_6 und F angreifenden Kräfte $+ G_6$ und $- G_6$ gebildet; sein Moment ist das Product aus dem Gewicht des Fusses und dem Abstand der beiden Verticalen durch F und S_6. Bei der durch Figur 2 veranschaulichten Haltung des Fusses sucht das Kräftepaar den Fuss im

1) a. a. O. S. 108.

Digitized by Google

Sinne des Uhrzeigers zu drehen. Es kann aber auch der entgegengesetzte Drehungssinn vorhanden sein. Dies ist beispielsweise während des ersten Drittels der Periode des Schwingens der Fall, wie man aus den Darstellungen des Ganges in den Tafeln X, XI und XII des I. Teiles der Untersuchung[1]) ohne Mühe daraus erkennt, dass die Verticale durch den Fussschwerpunkt hinter der Axe des Fussgelenks vorüberzieht. Im Anfang des zweiten Drittels dieser Periode besitzt der Fuss eine solche Lage, dass das Drehungsmoment D_s der Schwere für einen Augenblick verschwindet, weil der Schwerpunkt vertical unter dem Mittelpunkt des Fusses liegt. Im weiteren Verlaufe der Periode des Schwingens befindet sich dagegen die Verticale durch den Fussschwerpunkt vor dem Fussgelenk; es sucht daher die Schwere den Fuss, wie in der durch Figur 2 veranschaulichten Haltung im Sinne des Uhrzeigers zu drehen.

Nachdem alle Muskelkräfte und Gewichtskräfte zu Kräftepaaren zusammengesetzt sind, bleibt nur noch die in F angreifende Druckcomponente $+ m_6\gamma_6$ übrig. Dieselbe ist allein im Stande, eine Beschleunigung des Fussschwerpunktes hervorzubringen, weil die sämmtlichen anderen Kräfte sich in ihrer Wirkung auf den Schwerpunkt des Fusses vernichten, da je zwei von ihnen immer entgegengesetzt gleich sind, und der Fussschwerpunkt sich gerade so bewegt, als ob alle äusseren Kräfte direct an ihm angriffen. Die Kraft $+ m_6\gamma_6$ ertheilt nun in der That dem Schwerpunkt gerade die Beschleunigung γ_6; sie wird aber ausserdem auch den rechten Fuss zu drehen streben, falls ihre Richtung nicht gerade durch den Schwerpunkt desselben hindurchgeht. Man kann den drehenden Einfluss dieser Kraft leicht von der Einwirkung auf die Bewegung des Fussschwerpunktes getrennt zur Darstellung bringen, wenn man sich im Schwerpunkte S_6 die beiden entgegengesetzt gleichen Kräfte $+ m_6\gamma_6$ und $- m_6\gamma_6$ angebracht denkt. Da dieselben sich das Gleichgewicht halten, so können sie den Bewegungszustand des Fusses in keiner Weise ändern. Während nun die in S_6 angreifende Kraft $+ m_6\gamma_6$ allein für die jeweilige Beschleunigung des Schwerpunktes verantwortlich gemacht werden kann, bildet die an demselben Punkte angebrachte Kraft $- m_6\gamma_6$,

1) Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften Bd. XXI No. IV.

Digitized by Google

welche allein in Figur 2 eingezeichnet worden ist, zusammen mit $+ m_6\gamma_6$ ein Kräftepaar, dessen Moment als das schon im III. Theile auf Seite 112 eingeführte „Drehungsmoment der Effectivkräfte" aufzufassen ist. Dieses Drehungsmoment D_e wird durch das Product aus der Intensität und den Abstand der beiden Kräfte $+ m_6\gamma_6$ und $- m_6\gamma_6$ gemessen. —

In allen übrigen Perioden des Ganges findet die Einwirkung der Muskeln in derselben Art statt wie in der Periode des Schwingens. Sobald ein hinter der Axe des Fussgelenks vorüberziehender Muskel sich contrahirt, sucht er immer den Fuss im Sinne des Uhrzeigers zu drehen. Greift dagegen ein vor der Gelenkaxe vorüberziehender Muskel in die Bewegung ein, so verursacht er ein Kräftepaar, welches den Fuss im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers zu drehen strebt. Unterschiede zwischen den einzelnen Perioden stellen sich erst heraus, wenn man nach den Spannungen und überhaupt nach den betheiligten Muskeln selbst fragt. In dieser Hinsicht ist aber auch im Allgemeinen jede Bewegungsphase von jeder anderen in dieselbe Periode fallenden verschieden. Nur um diese Thatsache des Wechsels der Muskelspannungen anzudeuten, sind in den folgenden Figuren die Strecken, welche die einzelnen Muskelkräfte veranschaulichen sollen, nicht immer gleich lang gemacht. Die Grösse derselben soll und kann aber zunächst garnichts sicheres über die Grösse der thatsächlich vorhandenen Muskelspannung aussagen. Im Uebrigen findet man in allen Figuren die beiden Kräftepaare $(+ M_w, - M_w)$ und $(+ M_t, - M_t)$ wieder. Die algebraische Summe ihrer Momente ergiebt stets das resultirende Drehungsmoment D_m der Muskeln.

Die Drehungsmomente der Schwere und der Effectivkräfte setzen sich in jeder Periode in besonderer Weise zusammen. Es ist daher nöthig, noch auf die charakteristischen Unterschiede in der Entstehung dieser Drehungsmomente während der anderen Perioden näher einzugehen.

Nachdem die Periode der Schwingung des rechten Fusses beendet ist und der Fuss sich auf dem Boden aufgesetzt hat, folgt bekanntlich zunächst eine kurze Periode des Aufstehens beider Füsse. In derselben finden wir gleich von vornherein wesentlich andere Verhältnisse vor. Dadurch, dass der rechte Fuss mit dem Boden in Berührung gekommen ist, übt er einen

Digitized by Google

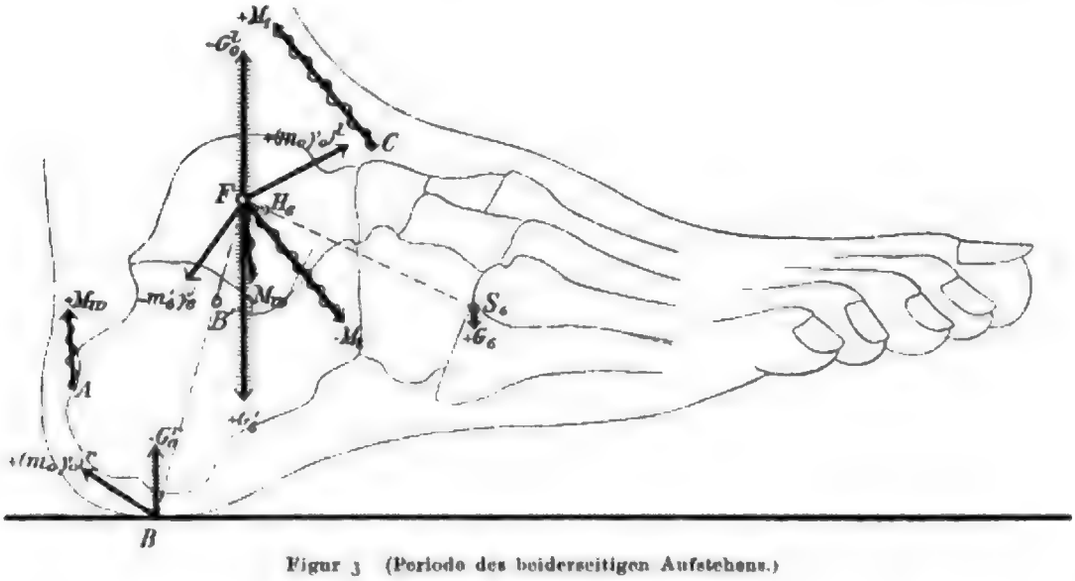
Druck auf denselben aus und erfährt infolgedessen als Reaction des Bodens einen Gegendruck. Diese am rechten Fuss selbst angreifende Reactionskraft des Bodens wird voraussichtlich im Anfang gering sein, sie nimmt aber sicher sehr bald an Grösse zu. Umgekehrt werden die Verhältnisse am linken Fuss sein. Dieser hatte bisher, so lange er allein mit dem Boden in Berührung war, den ganzen Gegendruck des Fussbodens aufzunehmen. In dem Moment des Aufsetzens des rechten Fusses wird er dagegen einen Theil der Reactionskraft des Bodens an den rechten Fuss abgeben. Je grösser der auf letzteren fallende Antheil der ganzen Bodenreaction ist, um so kleiner wird sich im Allgemeinen die auf den linken Fuss einwirkende Reaction herausstellen; denn die an beiden Füssen zu gleicher Zeit angreifenden Reactionskräfte müssen natürlich stets als Resultante die Gesammtreaction des Bodens besitzen, die sich nach den früheren Auseinandersetzungen aus der Effectivkraft $+ m_0 \gamma_0$ des Gesammtschwerpunktes und der vertical nach oben wirkenden Gewichtskraft $- G_0$ für den ganzen Körper zusammensetzt.

Da auf die jetzt in Frage stehende Periode des Aufstehens beider Füsse die Periode des Schwingens des linken Beins folgt, in welcher der nun allein aufstehende rechte Fuss die ganze Reaction des Bodens erfährt, so lässt sich voraussehen, dass schon im Verlauf der Periode des Aufstehens beider Beine der rechte Fuss allmählich einen immer grösseren Theil der Bodenreaction auf sich nimmt und dadurch den linken Fuss bis zum Beginne seiner Schwingung allmählich entlastet. Die in jedem Moment stattfindende genauere Vertheilung der Reaction des Bodens auf die beiden Füsse lässt sich erst feststellen, nachdem die genaue Bewegung aller Theile des menschlichen Körpers beim Gehen abgeleitet worden ist. Vorläufig muss man sich darauf beschränken, die beiden Reactionsantheile bei der weiteren Analyse des Bewegungsvorganges auseinander zu halten. Die beiden Componenten des auf den rechten Fuss entfallenden Antheils der Reaction seien mit $+ (m_0 \gamma_0)^r$ und $- G_0^r$, und die entsprechenden Componenten der am linken Fuss angreifenden Reaction mit $+ (m_0 \gamma_0)^l$ und $- G_0^l$ bezeichnet, wobei natürlich die Buchstaben r und l nicht als Potenzexponenten, sondern nur als Indices aufzufassen sind. Die beiden Kräfte $(m_0 \gamma_0)^r$ und $(m_0 \gamma_0)^l$ besitzen, wie schon oben angedeutet wurde, als Resultante die Effectivkraft $m_0 \gamma_0$, und

Digitized by Google

die beiden Gewichtskräfte G_0^r und G_0^l als Summe das Gesammtgewicht G_0 des Körpers.

Während der Periode des beiderseitigen Aufstehens befindet sich der vorn aufgesetzte rechte Fuss nur in einem Punkte oder genauer in einem kleinen Flächenstück an der unteren Seite der Ferse mit dem Boden in Berührung. Es wirkt daher an dieser Stelle der eine Theil der Reaction des Bodens auf den rechten Fuss ein, und man kann einen mittleren Punkt B der kleinen Berührungsfläche geradezu als Angriffspunkt der beiden Reactionscomponenten $+(m_0\gamma_0)^r$ und $-G_0^r$ auffassen, wie es in Figur 3 dargestellt worden ist. Dementsprechend findet man aber im Punkte F nicht wie früher bei Figur 1 die beiden Druckcomponenten



Figur 3 (Periode des beiderseitigen Aufstehens.)

$+m_0\gamma_0$ und $-G_0$ vor, sondern es treten an deren Stelle die Kräfte $+(m_0\gamma_0)^l$ und $-G_0^l$. Im Uebrigen gestalten sich die Verhältnisse genau so wie bei irgend einer Bewegungsphase in der Periode des Schwingens des rechten Fusses. Man findet also ausserdem im Gelenkmittelpunkt F die Druckcomponenten $+G_6'$; $-m_6\gamma_6'$; $-M_m$ und $-M_l$ vor. Dazu treten noch wie früher die in A und C angreifenden Muskelkräfte $+M_m$ und $+M_l$ und im Schwerpunkte S_6 die Gewichtskraft $+G_6$.

Dass die vier Muskelkräfte in derselben Weise wie früher das resultirende Drehungsmoment D_m der Muskeln erzeugen, ist schon erwähnt worden.

Es lässt sich leicht nachweisen, dass auch unter den neuen Verhältnissen die vier Gewichtskräfte sowohl, als auch die eben-

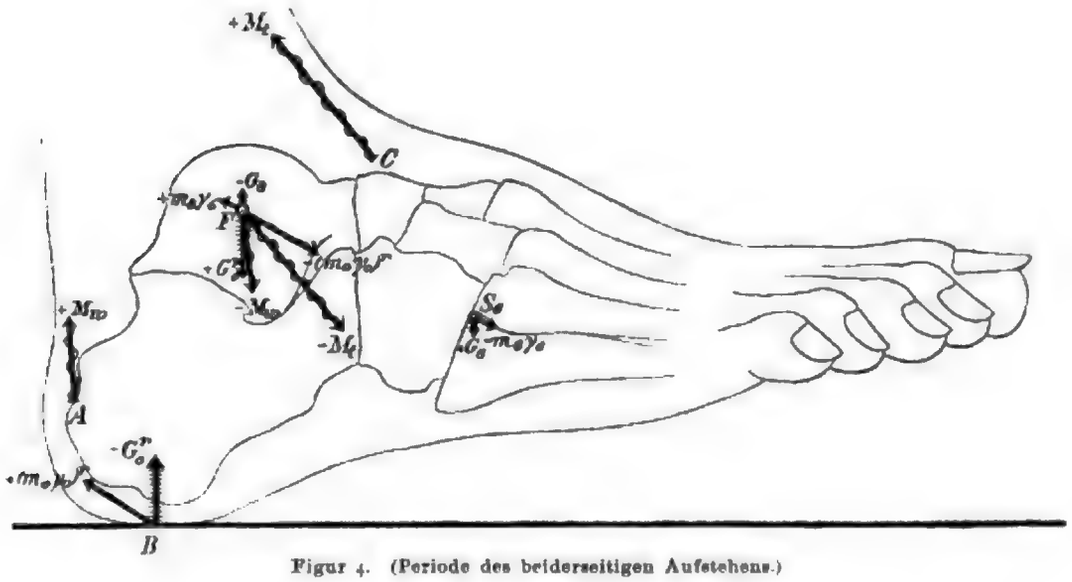
Digitized by Google

falls jetzt in grösserer Zahl auftretenden Effectivkräfte Kräftepaaren äquivalent sind, wenn man nur, wie früher, im Punkte S_6 noch die Kraft $-m_6\gamma_6$ (vgl. Figur 4) hinzufügt, welche der Effectivkraft des Fussschwerpunktes entgegengesetzt gleich ist. Das letztere muss geschehen, um die Beschleunigung des Fussschwerpunktes aus der Betrachtung auszuschliessen und allein die drehende Einwirkung der am Fuss angreifenden Kräfte zur Darstellung zu bringen; denn die Kraft $-m_6\gamma_6$ wird die Beschleunigung γ_6 des Fussschwerpunktes gerade verhindern, ohne jedoch die Drehung des ganzen Fusses um die zur Gangebene senkrechte Schwerpunktsaxe zu beeinflussen.

Die beiden im Punkte F angreifenden Gewichtskräfte $-G_0'$ und $+G_6'$ lassen sich zu einer Resultante zusammensetzen, welche nur um die Gewichtskraft G_6 von der Kraft $+G_0''$ verschieden ist; denn einerseits ist G_6' um G_6 kleiner als G_0, und andererseits erhält man G_0'', wenn man G_0' von G_0 abzieht. Man kann daher an Stelle der beiden in F angreifenden Gewichtskräfte die beiden Kräfte $+G_0''$ und $-G_6$ setzen. Dies ist in Figur 4 gethan worden. Es ist nun ohne Weiteres ersichtlich, dass sowohl die beiden in F und B angreifenden Kräfte $+G_0''$ und $-G_0''$, als auch die in F und S_6 angreifenden Kräfte $-G_6$ und $+G_6$ je ein Kräftepaar bilden. Das zweite der beiden Kräftepaare war schon während der früheren Periode wirksam. Es unterscheidet sich daher die Periode des beiderseitigen Aufstehens von der Periode des Schwingens unter anderem durch das Hinzutreten des Kräftepaares $[+G_0'', -G_0'']$. Das Moment des letzteren wird gemessen durch das Product aus der vom Gewicht des Körpers herrührenden Componente G_0'' der auf den rechten Fuss selbst einwirkenden Bodenreaction und dem Abstand der Verticalen durch den Stützpunkt B vom Mittelpunkt F des Fussgelenkes. Es ist zu bemerken, dass in der durch Figur 4 veranschaulichten Stellung des Fusses beide durch die Gewichtskräfte gebildeten Kräftepaare den rechten Fuss im Sinne des Uhrzeigers zu drehen streben. Ihre Momente addiren sich daher und bilden in ihrer Summe das früher mit D_s bezeichnete Drehungsmoment der Schwere.

In ganz analoger Weise wie die Gewichtskräfte lassen sich die Effectivkräfte zu zwei Kräftepaaren zusammenfassen, nachdem man in S_6 die negative Effectivkraft $-m_6\gamma_6$ hinzugefügt hat. Die beiden in F angreifenden Kräfte $+(m_0\gamma_0)'$ und $-m_6'\gamma_6'$ (Fig. 3)

können nämlich durch die beiden Kräfte $-(m_0\gamma_0)^r$ und $+m_6\gamma_6$ ersetzt werden (vgl. Fig. 4), da diese die gleiche Resultante besitzen wie jene. Denn man hat nur zu beachten, dass sowohl die beiden Kräfte $(m_0\gamma_0)^l$ und $(m_0\gamma_0)^r$, als auch die beiden Kräfte $m_6'\gamma_6'$ und $m_6\gamma_6$ zur Resultante zusammengesetzt auf die Effectivkraft $m_0\gamma_0$ des Gesammtschwerpunktes führen. Nun bilden aber die in F und B angreifenden Kräfte $-(m_0\gamma_0)^r$ und $+(m_0\gamma_0)^r$ das eine, und die in F und S_6 angreifenden Kräfte $+m_6\gamma_6$ und $-m_6\gamma_6$ das andere der beiden Kräftepaare, denen die vier Effectivkräfte äquivalent sind. Die algebraische Summe ihrer Momente ist dann gleich dem früher mit D_e bezeichneten resultirenden Drehungsmoment der Effectivkräfte für die in Betracht gezogene Periode



Figur 4. (Periode des beiderseitigen Aufstehens.)

des Aufstehens beider Beine auf dem Fussboden. Vergleicht man dasselbe mit dem resultirenden Drehungsmoment der Effectivkräfte in der vorhergehenden Periode des Schwingens, so erkennt man, dass gegen früher das Kräftepaar $[-(m_0\gamma_0)^r,\ +(m_0\gamma_0)^l]$ hinzugekommen ist.

Zu dem gleichen Ergebniss gelangt man, wenn man die Componenten des Druckes in F aus den am rechten Fusse direct angreifenden äusseren Kräften unter Berücksichtigung des Satzes ableitet, dass alle äusseren Kräfte des Fusses in Gemeinschaft mit dem in F auf den Fuss ausgeübten Druck dem Schwerpunkt S_6 desselben seine Beschleunigung γ_6 ertheilen müssen, nachdem sie alle parallel nach demselben verlegt worden sind. Man wird dann gerade auf die in Figur 4 eingezeichneten Componenten geführt.

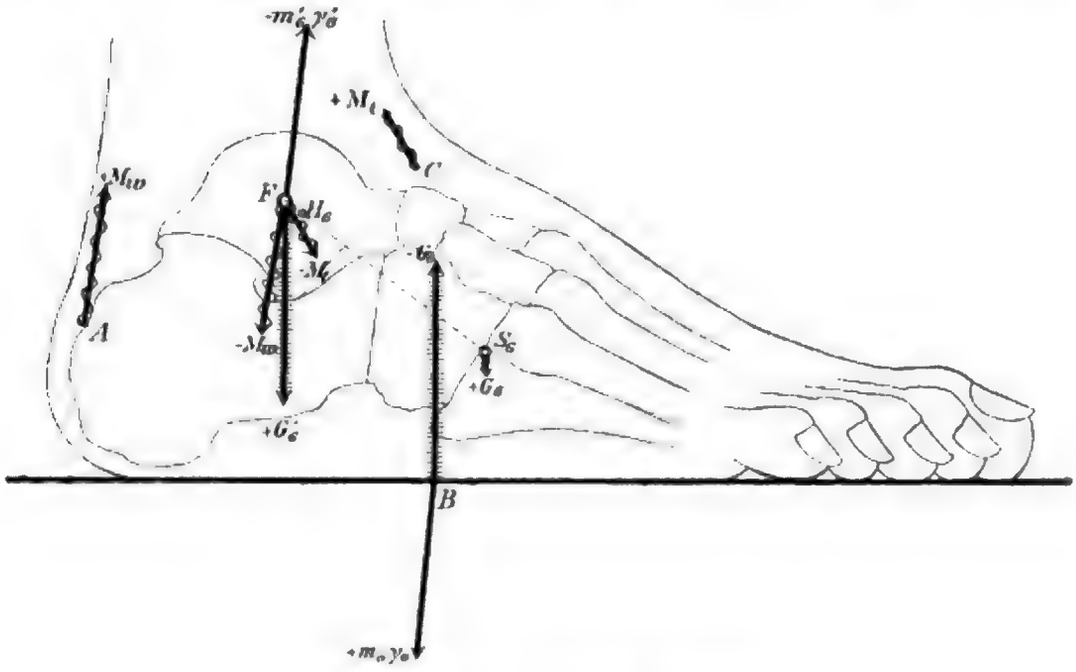
Digitized by Google

Die nun folgende Periode, in welcher allein der rechte Fuss auf dem Boden aufsteht, während das linke Bein von hinten nach vorn schwingt, unterscheidet sich von der eben besprochenen im Wesentlichen dadurch, dass jetzt die ganze Reaction des Fussbodens auf den rechten Fuss direct einwirkt. Ganz im Anfange der Periode, wo der Fuss noch nicht mit der ganzen Sohle auf dem Boden aufsteht, wird daher im jeweiligen Berührungspunkt B an der Unterseite der Ferse der Einfluss der Reaction des Bodens durch die vertical nach oben wirkende Gewichtskraft $-G_0$ für den ganzen Körper und die Effectivkraft $+m_0\gamma_0$ des Gesammtschwerpunktes dargestellt werden müssen. Dementsprechend verschwinden die beiden in Figur 3 angegebenen Druckcomponenten $-G_0'$ und $+(m_0\gamma_0)'$ im Punkte F. Es bleiben somit ausser den Muskelkräften an diesem Punkte nur noch die beiden Componenten $+G_6'$ und $-m_6'\gamma_6'$ für den im Fussgelenk auf den Fuss ausgeübten Druck übrig (vgl. die Figuren 5 und 7). Ersetzt man nun die Gewichtskraft $+G_6'$ durch die zwei Componenten $+G_0$ und $-G_6$, und die negative Effectivkraft $-m_6'\gamma_6'$ durch die beiden Componenten $-m_0\gamma_0$ und $+m_6\gamma_6$, so erhält man wieder sowohl von den am Fusse angreifenden Gewichtskräften, als auch von den Effectivkräften je zwei Kräftepaare, sofern man nur, wie früher, zum Zwecke der isolirten Darstellung des drehenden Einflusses der Kräfte im Schwerpunkt S_6 die negative Effectivkraft $-m_6\gamma_6$ angebracht hat. Die obige Figur 4 lässt sich auch zur Veranschaulichung dieser Kräftepaare verwenden, wenn man in derselben die oberen Indices $'$ fortgelassen denkt (vgl. hierzu auch die spätere Figur 8).

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse, sobald der rechte Fuss mit der ganzen Sohle auf den Boden aufgetreten ist. Dann drückt er im Allgemeinen nicht nur mit einer einzigen eng begrenzten Stelle gegen den Boden, sondern der Druck vertheilt sich beinahe auf die ganze Fläche der Fusssohle, da der Fuss keinen absolut starren Körper darstellt, und sich infolgedessen unter dem auf ihm lastenden Druck so deformirt, dass der grösste Theil der Sohle den Boden berührt. Allerdings wird die Vertheilung des Druckes und der durch ihn hervorgerufenen Reaction des Bodens keine gleichmässige sein; es werden z. B. die Ferse und die Ballen der grossen und kleinen Zehe infolge des gewölbeartigen Baues des Fussskeletts stärkeren Gegendruck vom Boden erfahren als

Digitized by Google

die mittleren Partien der Fusssohle; aber vollständig frei von Druck werden auch diese nicht sein. Ferner ist vorauszusagen, dass im Anfange der Periode des Aufstehens mit ganzer Fusssohle die Ferse, am Ende derselben die Ballen den stärksten Druck erfahren. Bei der vorläufig gemachten Voraussetzung ebener Bewegung beim Gehen kann man nun einen mittleren Punkt der Fusssohle annehmen, an welchem die Resultante der sämmtlichen auf die Fusssohle vertheilten Reactionskräfte angreift. Dieser Punkt, welcher „Druckpunkt des Fusses" heissen möge, wird im Verlaufe der Periode des Aufstehens mit ganzer Sohle

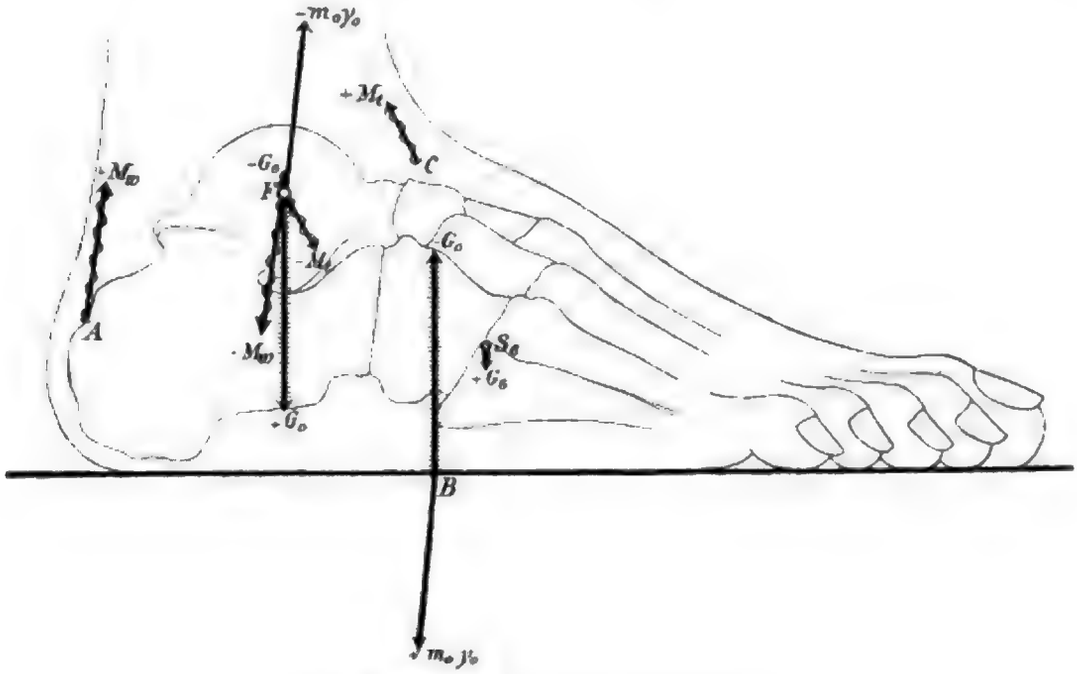


Figur 5. (Periode des einseitigen Aufstehens.)

allmählich von hinten nach vorn wandern. Seine Lage lässt sich allerdings bei dem jetzigen Stand der Untersuchung noch nicht genau für jede Bewegungsphase angeben. In Figur 5 ist er in einer mittleren Lage eingetragen und wieder mit B bezeichnet worden; derselbe kann also nach dem Gesagten als Angriffspunkt der beiden Componenten $-G_0$ und $+m_0\gamma_0$ der ganzen Bodenreaction aufgefasst werden. Die Periode des Aufstehens des rechten Fusses mit ganzer Sohle zeichnet sich nun noch besonders dadurch vor allen anderen Perioden aus, dass während der ganzen Dauer derselben der Schwerpunkt S_e des Fusses annähernd fest bleibt, und also die Beschleunigung γ_e desselben den Werth Null annimmt. Es fällt daher die in S_e anzubringende negative Effec-

Digitized by Google

tivkraft fort. Ferner folgt aus demselben Umstand, dass die Componente $-m_6\gamma_6'$ in F durch die negative Effectivkraft $-m_0\gamma_0$ des Gesammtschwerpunktes ersetzt werden kann, wie es in Figur 6 geschehen ist. Ersetzt man noch die in F angreifende Gewichtskraft $+G_6'$ (Fig. 5) durch die beiden Componenten $+G_0$ und $-G_6$ (Fig. 6), so erhält man zwar wieder wie früher vier Gewichtskräfte, welche sich zu zwei Kräftepaaren gruppiren,



Figur 6. (Periode des einseitigen Aufstehens.)

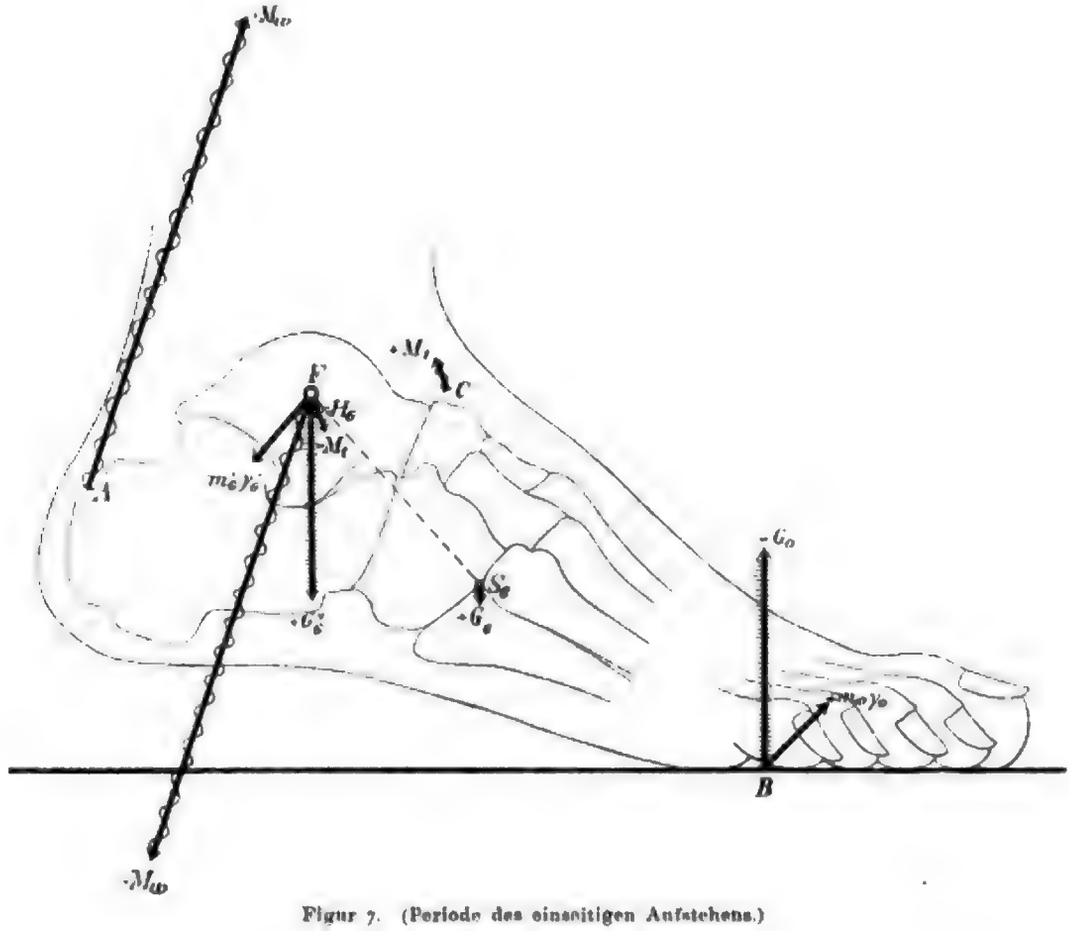
man hat aber nur ein Kräftepaar von Effectivkräften, das aus den beiden in F und B angreifenden Kräften $-m_0\gamma_0$ und $+m_0\gamma_0$ gebildet wird.

Das Moment des letzteren stellt also das Drehungsmoment D_e der Effectivkräfte dar, während das Drehungsmoment der Schwere D_s wieder die algebraische Summe der Momente der beiden Kräftepaare $[+G_0, -G_0]$ und $[-G_6, +G_6]$ ist. Das in gleicher Weise wie früher zusammengesetzte resultirende Drehungsmoment der Muskeln sei wieder mit D_m bezeichnet.

Diese drei Drehungsmomente müssen nun während der ganzen Periode des Aufstehens des rechten Fusses mit der ganzen Sohle in einer besonders einfachen Beziehung stehen. Da der Fuss in dieser Zeit keine Bewegung ausführt, so müssen sie sich das Gleichgewicht halten. Dies ist aber nur möglich, wenn ihre algebraische Summe gleich Null ist.

Digitized by Google

Nach dem Aufstehen mit ganzer Sohle folgt bekanntlich das Abwickeln des Fusses vom Boden; dasselbe fällt zum grösseren Theil noch in die Periode des Aufstehens mit einem Bein hinein; es wird aber auch noch einige Zeit fortgesetzt, nachdem das andere Bein sich vorn auf den Boden aufgestellt hat. Gleich zu Anfang des Abwickelns ist die Fläche, mit welcher der Fuss den Boden berührt, sehr eingeschränkt. Die Ferse hat sich vom Boden losgelöst, und der Fuss dreht sich um eine zur Gangebene nahezu

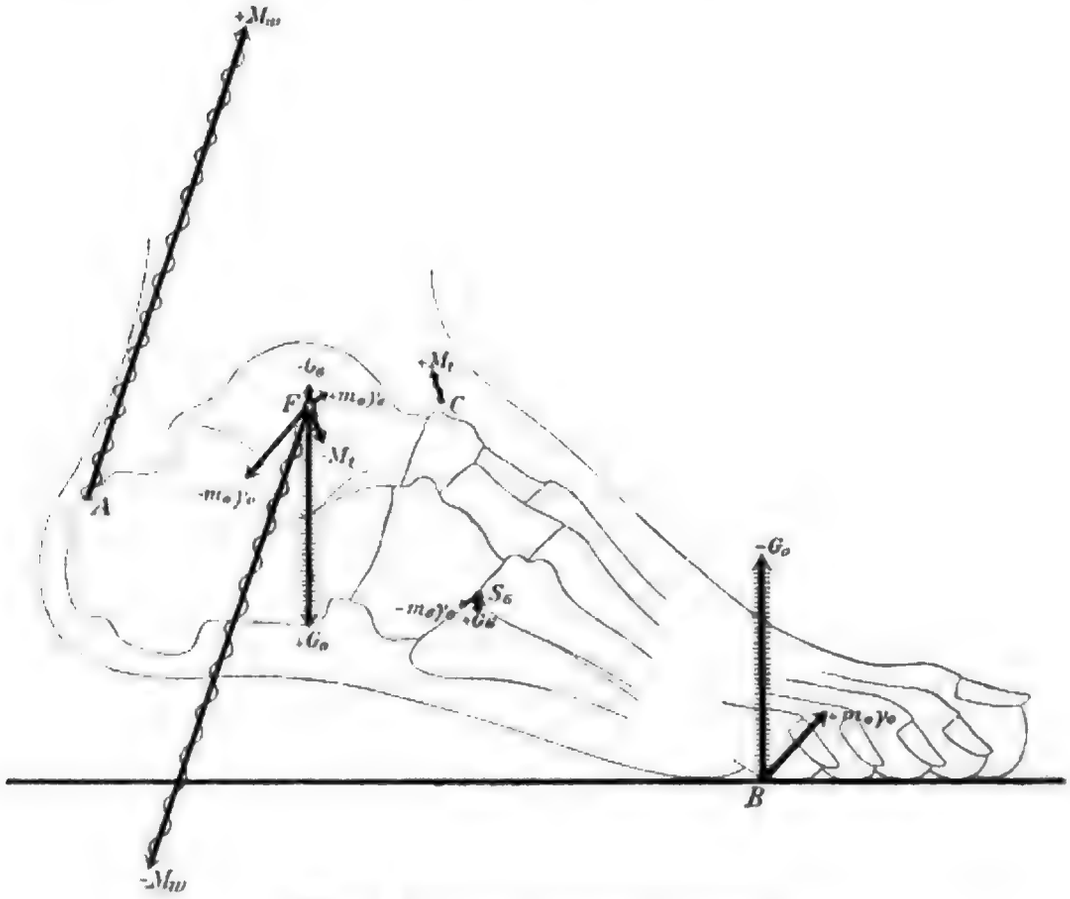


Figur 7. (Periode des einseitigen Aufstehens.)

senkrechte Axe, welche zuerst im hinteren Ende des Fussballens liegt, sehr bald aber nach vorn in das Köpfchen des Metatarsus der grossen Zehe wandert. Man findet jetzt dieselben Verhältnisse vor, wie sie kurz vor dem Aufstehen mit der ganzen Sohle stattfanden, nur liegt der Punkt B (Fig. 7), in welchem die Reaction des Bodens auf den Fuss einwirkt, nicht wie damals an der Ferse, sondern am Fussballen. Im Fussgelenkmittelpunkt F greifen ausser den Muskelkräften $-M_w$ und $-M_t$ die Druckcomponenten $+G_6'$ und $-m_6\gamma_6'$ an, und im Schwerpunkt S_6 wirkt das Gewicht

Digitized by Google

G_6 des Fusses. Ausserdem muss in S_6 die negative Effectivkraft $-m_6\gamma_6$ angebracht werden, um die Beschleunigung γ_6, welche der Fussschwerpunkt jetzt wieder angenommen hat, aus der Betrachtung zu eliminiren und den drehenden Einfluss der am Fuss angreifenden Kräfte rein zur Darstellung zu bringen. Da die Gewichtskraft $+G_6$ durch die beiden Componenten $+G_0$ und $-G_6$, und die negative Effectivkraft $-m_6\gamma_6$ durch die beiden Componenten $-m_0\gamma_0$ und $+m_6\gamma_6$ ersetzt werden kann, so ergeben sich wie

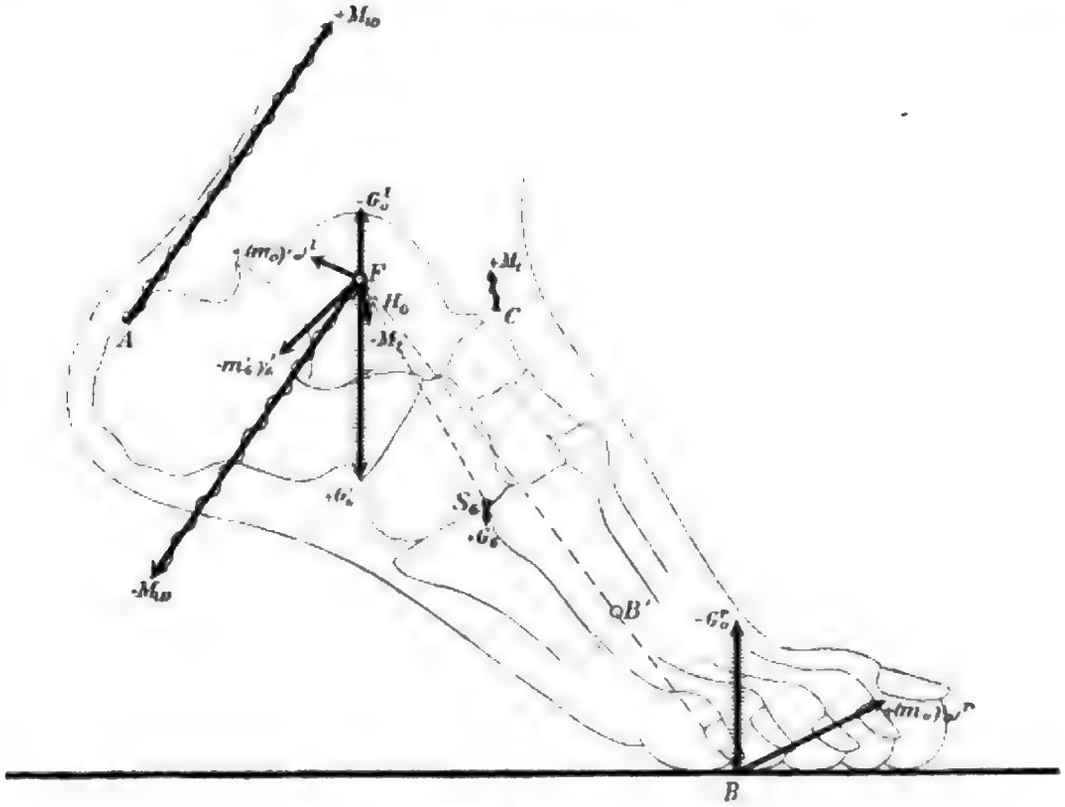


Figur 8. (Periode des einseitigen Aufstehens.)

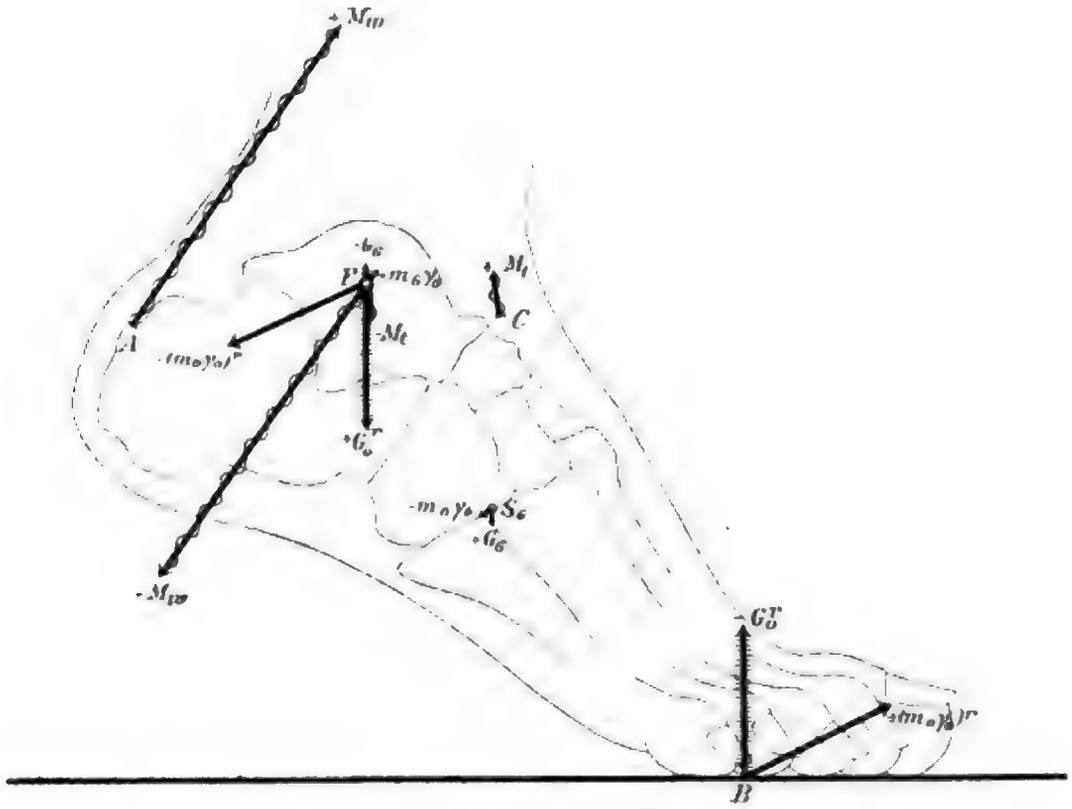
früher je zwei Kräftepaare aus den Gewichtskräften und aus den Effectivkräften (vgl. Fig. 8), deren Momente das Drehungsmoment D_g der Schwere einerseits und das resultirende Drehungsmoment D_e der Effectivkräfte andererseits zusammensetzen.

Zwischen die Periode des alleinigen Aufstehens mit dem rechten Fuss und der des erneuten Schwingens dieses Fusses schiebt sich nun, wie bekannt, noch einmal eine Periode ein, in welcher beide Füsse mit dem Boden in Berührung sind. Es ist aber jetzt der linke Fuss vorn und der rechte hinten aufgesetzt. Wenn

Digitized by Google



Figur 9. (Periode des beiderseitigen Aufstehens.)



Figur 10. (Periode des beiderseitigen Aufstehens.)

Digitized by Google

in der vorausgehenden Periode des beiderseitigen Aufstehens allmählich ein immer grösserer Theil der Bodenreaction vom rechten Fuss aufgenommen und dadurch der linke Fuss bis zum Beginn seiner Schwingung immer mehr entlastet wurde, findet jetzt natürlich gerade der umgekehrte Vorgang statt. Bezeichnet man wie früher mit $-G_0^r$ und $+(m_0\gamma_0)^r$ die Componenten des auf den rechten Fuss und mit $-G_0^l$ und $+(m_0\gamma_0)^l$ die Componenten des auf den linken Fuss einwirkenden Reactionsantheiles, so erhält man die in Fig. 9 aufgezeichneten Kräfte. Es sind also wieder im Gelenkmittelpunkte F die beiden Druckcomponenten $-G_0^l$ und $+(m_0\gamma_0)^l$ zu den in der letzten Periode vorhandenen hinzugekommen. Nachdem man die in F angreifenden Gewichtskräfte $+G_6'$ und $-G_0^l$ durch die beiden Kräfte $+G_0^r$ und $-G_6$, und die Effectivkräfte $-m_6'\gamma_6'$ und $+(m_0\gamma_0)^l$ durch $-(m_0\gamma_0)^r$ und $+m_6\gamma_6$ ersetzt hat, ergeben sich unmittelbar (vgl. Fig. 10) durch die in F und B angreifenden Kräfte $+G_0^r$ und $-G_0^r$ und die in F und S_6 angreifenden Kräfte $-G_6$ und $+G_6$ die beiden Kräftepaare, welche das Drehungsmoment D_s der Schwere, und durch die in F und B angreifenden Kräfte $-(m_0\gamma_0)^r$ und $+(m_0\gamma_0)^r$ und die in F und S_6 angreifenden Kräfte $+m_6\gamma_6$ und $-m_6\gamma_6$ die beiden Kräftepaare, welche das resultirende Drehungsmoment D_e der Effectivkräfte hervorrufen.

Digitized by Google

II. Die resultirenden Kräftepaare der Muskeln, der Schwere und der Effectivkräfte.

Ueberblickt man an der Hand der 10 Figuren noch einmal die für die verschiedenen Perioden gewonnenen Resultate, so findet man zunächst die schon früher behauptete Thatsache bestätigt, dass die Muskeln im ganzen Verlaufe der Bewegung in gleicher Weise auf den Fuss einwirken, wobei natürlich ihre Spannung sich fortwährend zwischen Null und einer oberen Grenze ändern kann. Jeder Muskel ruft ein Kräftepaar hervor. Die eine Kraft desselben greift am Ansatz, bezüglich an dem Punkte an, von welchem aus der Muskel sich frei nach dem Unterschenkel oder Oberschenkel hinüberziehen hann; ihre Richtung geht vom Ansatz nach dem Ursprung. Die andere Kraft des Paares, welche der ersten entgegengesetzt gleich ist, greift in jedem Falle im Mittelpunkt F des Fussgelenkes an. Alle Muskeln der hinteren Gruppe, als deren Repräsentant die Wadenmuskulatur herausgegriffen war, suchen, sofern sie überhaupt eine Spannung besitzen, mit ihrem Kräftepaar den Fuss, von der rechten Seite aus gesehen, im Sinne des Uhrzeigers zu drehen. Alle Muskeln der vorderen Gruppe, deren Repräsentant der M. tibialis anterior war, sind dagegen bestrebt, mit ihrem Kräftepaar den Fuss im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers zu drehen. Ob die Spannung eines Muskels durch Innervation hervorgerufen ist, oder ob der Muskel nur durch seine rein elastische Spannung auf den Fuss einwirkt, ist für die Art des mechanischen Effectes ganz irrelevant. Das resultirende Drehungsmoment D_m der Muskeln ist in jedem Moment der Bewegung gleich der algebraischen Summe der Momente der einzelnen Kräftepaare; dabei wird das Moment eines Kräftepaares durch das Product aus der Gesammtspannung des Muskels und dem Abstand der beiden Kräfte des Paares gemessen und trägt das Vorzeichen + oder —, je nachdem das Kräftepaar eine Drehung im Sinne oder im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers hervorzubringen sucht. Die

Digitized by Google

Kräftepaare aller Muskeln beider Gruppen lassen sich aber auch für jeden Moment der Bewegung zu einem einzigen Paare zusammensetzen, dessen Kräfte durch die algebraische Summe der Spannungen der einzelnen Muskeln gemessen werden, wobei die Spannung eines Muskels positiv oder negativ in Rechnung gezogen werden muss, je nachdem derselbe den Fuss im Sinne oder im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers zu drehen sucht. Dieses Paar soll als „resultirendes Kräftepaar der Muskeln" bezeichnet sein; sein Moment giebt direct den Werth von D_m an.

Die Kräftepaare, mit denen die Schwere auf den Fuss einwirkt, kommen zwar in jeder Periode in besonderer Weise zu Stande, sie lassen sich jedoch einem allgemeinen Princip unterordnen. Vergleicht man nämlich die Figuren 1, 3, 5, 7 und 9 mit einander, so findet man in allen gemeinsam eine Kraft $+G'_6$, welche im Fussgelenkmittelpunkt F, und eine Kraft $+G_6$, welche im Fussschwerpunkt S_6 angreift und vertical nach unten zieht. Da das Gewicht G'_6 des früher eingeführten Theilsystems (ganzer Körper ohne rechten Fuss) und das Gewicht G_6 des Fusses sich zu dem Gesammtgewicht G_0 des ganzen Körpers ergänzen, so besitzen diese beiden Gewichtskräfte eine Resultante $+G_0$, welche in einem Punkte der Verbindungsstrecke FS_6 angreift, der die letztere im umgekehrten Verhältniss der beiden Gewichte theilt. Dieser Punkt, welcher in den genannten Figuren mit H_6 bezeichnet worden ist, stellt den schon früher in die Betrachtung eingeführten Hauptpunkt des rechten Fusses dar; er besitzt natürlich eine feste Lage im Fuss, soweit man berechtigt ist, dem Schwerpunkt S_6 des rechten Fusses eine unveränderliche Lage zuzuschreiben. Da G_6 sehr viel kleiner ist als G'_6, so liegt der Hauptpunkt H_6 sehr nahe am Fussgelenkmittelpunkt F; er entfernt sich von letzterem um nicht ganz $1\frac{1}{2}$ mm. Es ist daher der Hauptpunkt in den Figuren etwas zu weit von F entfernt gezeichnet worden, wie sich andererseits auch die Gewichtskraft $+G_6$ in allen Figuren zu gross gegenüber den anderen Gewichtskräften angegeben findet, damit sie deutlich zu erkennen ist. Die Figuren sollen und können ja überhaupt nicht die Kräfte in ihrem wahren Grössenverhältniss veranschaulichen, sondern nur die Art ihrer Wirksamkeit. Den beiden vertical nach unten wirkenden Gewichtskräften steht nun in den Figuren 1, 5 und 7 die vertical nach oben ziehende Kraft $-G_0$ gegenüber. Dieselbe greift in der

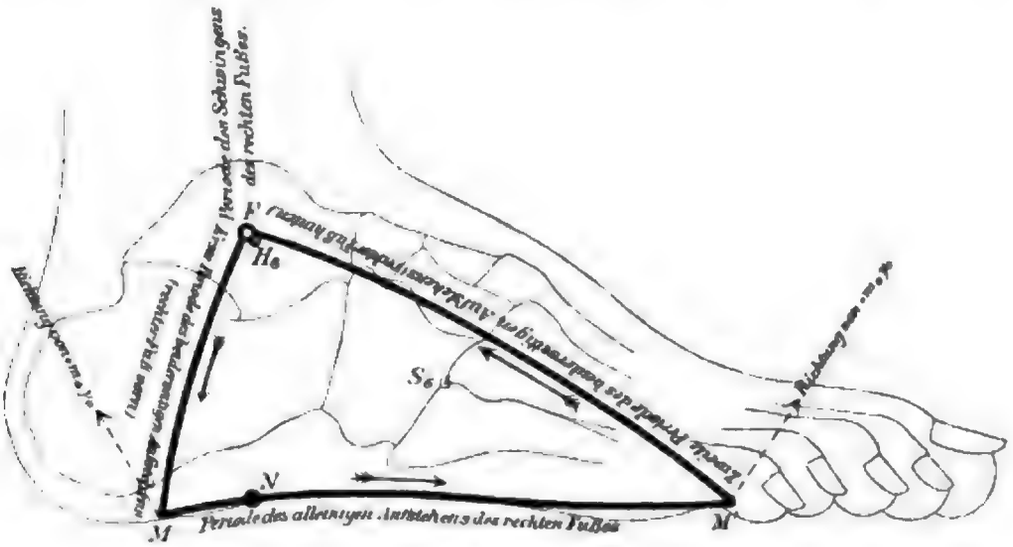
Digitized by Google

Periode des Schwingens (Fig. 1) in F, in der Periode des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses (Fig. 5 und 7) in einem Punkte B der Fusssohle an, welcher im Verlauf dieser Periode allmählich von der Ferse bis zum Fussballen nach vorn wandert. In den beiden kurzen Perioden des Aufstehens beider Füsse (Fig. 3 und 9) findet man zwei vertical nach oben wirkende, in B und F angreifende Reactionscomponenten $-G_0^r$ und $-G_0^l$ vor, welche ebenfalls die vertical nach oben wirkende Resultante $-G_0$ ergeben. Der Angriffspunkt der letzteren befindet sich in einem Punkte B' der Verbindungslinie FB und theilt diese im umgekehrten Verhältniss der beiden Gewichtskräfte. Der Punkt B' ändert während der Periode des Aufstehens beider Füsse fortwährend seine Lage auf FB, weil die beiden Reactionscomponenten $-G_0^r$ und $-G_0^l$ sich stetig in ihrer Grösse verändern. In der zuerst in Betracht gezogenen Periode des doppelten Aufstehens, wo der rechte Fuss sich vor dem linken befindet (Fig. 3), nimmt G_0^r immer mehr an Grösse zu, und dementsprechend G_0^l ab. Infolgedessen rückt der Punkt B' allmählich von F nach dem Punkt B an der Ferse. In der zweiten Periode des doppelten Aufstehens, wo der rechte Fuss sich hinter dem linken befindet (Fig. 9), nimmt dagegen G_0^r stetig an Grösse ab, und dementsprechend G_0^l zu. Infolgedessen rückt jetzt der Punkt B' allmählich von dem Punkt B am Fussballen nach F. Dabei ist zu beachten, dass sowohl in der ersten Periode, wo B an der Ferse, als auch in der letzten Periode, wo B am Ballen des Fusses liegt, der Berührungspunkt B mit dem Fussboden continuirlich nach vorn wandert, und demnach sich die Linie FB in beiden Fällen um den Punkt F im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers etwas innerhalb des Fusses dreht. Deshalb beschreibt der Punkt B' im ersten Falle zwischen F und dem Punkt M, in welchem die Ferse am Ende der Periode gegen den Boden drückt, innerhalb des Fusses eine nach hinten convexe krumme Linie (vgl. Fig. 11). Im zweiten Falle wandert dagegen B' von dem Punkte M' des Fussballens, in welchem derselbe zu Anfang der Periode gegen den Boden drückt, innerhalb des Fusses auf einer nach vorn und oben convexen krummen Linie zurück nach F. Die genaue Gestalt und Lage dieser beiden Bahnen für den Punkt B' lässt sich zur Zeit noch nicht angeben, da die Vertheilung der Bodenreaction auf die beiden Füsse in den Perioden beiderseitigen Aufstehens noch nicht feststeht. Sobald die letztere

Digitized by Google

Kenntniss gewonnen ist, können die hieraus abgeleiteten Bahnen für B' und die Bewegung dieses Punktes auf den zwei Curven als ein sehr einfaches Mittel zur Veranschaulichung der Vertheilung der Reactionscomponente $-G_0$ auf die beiden Füsse innerhalb der Perioden des beiderseitigen Aufstehens angesehen werden.

Man hat also das Resultat, dass sich in allen Fällen auch die sämmtlichen auf den Fuss einwirkenden Gewichtskräfte zu einem einzigen Paar entgegengesetzt gleicher Kräfte $+G_0$ und $-G_0$ zusammensetzen lassen. Dieses stellt das „resultirende Kräftepaar der Schwere" dar; sein Moment giebt direct den Werth von D_0 an. Beide Kräfte des resultirenden Paares der Schwere werden durch das Gesammtgewicht G_0 des Körpers



Figur 11.

gemessen. Die eine, vertical nach unten gerichtete Gewichtskraft $+G_0$ greift im ganzen Verlaufe der Bewegung im Hauptpunkte H_6 des Fusses an, welcher sehr nahe am Fussgelenkmittelpunkt F liegt. Die andere, vertical nach oben gerichtete Gewichtskraft $-G_0$ greift dagegen in einem Punkte an, der seine Lage im Fusse fortwährend ändert, und im Verlaufe eines Doppelschrittes auf einer geschlossenen dreieckigen Bahn innerhalb des Fusses wandert, so wie es durch Figur 11 veranschaulicht wird. Während der ganzen Periode des Schwingens des rechten Fusses fällt dieser Angriffspunkt der zweiten Kraft des Paares mit dem Fussgelenkmittelpunkt F zusammen. In der sich anschliessenden Periode des Aufstehens beider Füsse, in welcher der rechte Fuss vorn und der linke Fuss hinten auf dem Boden aufgesetzt ist, wandert der

Digitized by Google

Angriffspunkt der Kraft $-G_0$ von F aus auf einer gekrümmten Bahn im Fusse nach demjenigen Punkt M der Ferse, welcher am Ende der Periode mit dem Boden in Berührung ist. Während der nun folgenden Periode des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses rückt der Angriffspunkt von M aus auf der Fusssohle nach vorn bis zu dem Punkte M' des Fussballens, an welchem der rechte Fuss im Moment des Aufsetzens des linken Fusses mit dem Boden in Berührung ist. Im Verlaufe der nun folgenden Periode des doppelten Aufstehens, in welcher der linke Fuss vorn und der rechte Fuss hinten auf dem Boden aufgesetzt ist, wandert endlich der Angriffspunkt der Kraft $-G_0$ von dem Punkte M' des Fussballens aus auf einer krummen Bahn innerhalb des rechten Fusses zurück nach dem Fussgelenkmittelpunkt F.

Die Wanderung des Angriffspunktes der zweiten Kraft des resultirenden Kräftepaares der Schwere auf der geschlossenen dreieckigen Bahn findet nun keineswegs mit constanter Geschwindigkeit statt. Dies geht schon daraus hervor, dass der Punkt während der ganzen Periode des Schwingens mit F zusammenfällt, dass ferner die zwischen Fussballen und Fussgelenk liegende Bahnstrecke bedeutend länger ist, als die Strecke zwischen Fussgelenk und Ferse, während doch beide in derselben Zeit durchlaufen werden, und dass endlich die Periode des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses bedeutend länger, ungefähr 7 mal so lange dauert, als eine der beiden Perioden beiderseitigen Aufstehens. Das genaue Gesetz der Bewegung des Angriffspunktes von $-G_0$ auf seiner Bahn ist vorläufig ebenso wenig bekannt als die genaue Gestalt der dreieckigen Bahn selbst. Beides kann erst durch die weitere Untersuchung aufgeklärt werden. Trotzdem lassen sich aus der in Figur 11 eingezeichneten provisorischen Bahncurve schon einige Schlüsse über die Art und die Grenzen der drehenden Einwirkung der Schwere ziehen.

Es muss nämlich, wie man leicht erkennt, zweimal innerhalb eines Doppelschrittes vorkommen, dass der Angriffspunkt der Kraft $-G_0$ mit dem Angriffspunkt H_6 der Kraft $+G_0$ in einer Verticalen liegt. Tritt dies ein, so verschwindet das Moment des Kräftepaares, und die Schwere sucht dem Fusse keine Drehung zu ertheilen. Das eine Mal ist es der Fall in der Periode des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses, also für einen Punkt N

Digitized by Google

der Fusssohle (Fig. 11). Das zweite Mal tritt der Fall ein, kurz bevor die zweite Periode des beiderseitigen Aufstehens beendet ist; der Angriffspunkt der Kraft $-G_0$ fällt dann nahezu mit H_6 selbst, aber auch annähernd mit dem nur $1^1/_2$ mm davon entfernten Gelenkmittelpunkt F zusammen. Durch die Punkte N und H_6 wird die geschlossene Bahn in zwei Theile zerlegt, welche je einem bestimmten Drehungssinn des resultirenden Kräftepaares der Schwere entsprechen. Befindet sich der Angriffspunkt in dem hinteren Theil seiner Bahn zwischen H_6 und N, was in der Periode des Schwingens des rechten Fusses, in der ersten Periode des beiderseitigen Aufstehens, in einem kleinen Anfangstheile der Periode des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses und einem nahezu verschwindend kleinen Endtheile der zweiten Periode des beiderseitigen Aufstehens stattfindet, so sucht die Schwere den rechten Fuss im Sinne des Uhrzeigers zu drehen. Liegt dagegen der Angriffspunkt von $-G_0$ auf dem vorderen Theile seiner Bahn, was in dem grössten Theile der Periode des einseitigen Aufstehens des rechten Fusses und beinahe in der ganzen zweiten Periode des beiderseitigen Aufstehens stattfindet, so ist die Schwere bestrebt, den Fuss im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers zu drehen. Der Arm des resultirenden Kräftepaares der Schwere besitzt zweimal ein Maximum, nämlich jedesmal, wenn der Angriffspunkt der Kraft $-G_0$ eine der beiden unteren Ecken seiner dreieckigen Bahn passirt. Befindet sich derselbe in der hinteren unteren Ecke M der Bahn, so sucht die Schwere den Fuss maximal im Sinne des Uhrzeigers zu drehen. Geht dagegen der Angriffspunkt durch den vorderen unteren Eckpunkt M' seiner dreieckigen Bahn hindurch, so will die Schwere den Fuss am stärksten im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers drehen.

Auf die Grösse des Drehungsmomentes D_z der Schwere angewendet, heisst das Resultat der letzten Erörterungen: Das Drehungsmoment D_z besitzt einen Moment, bevor der rechte Fuss sich vom Boden ablöst, um nach vorn zu schwingen, den Werth Null. In der Periode des Schwingens hat es einen positiven, aber sehr geringen Werth. Während der nun folgenden Periode des Aufstehens, nachdem der rechte Fuss sich vorn auf den Boden aufgestellt hat, bleibt das Drehungsmoment positiv und nimmt an Grösse stetig zu, bis es am Ende der Periode seinen grössten positiven Werth erreicht hat. Im Anfange der folgenden Periode

Digitized by Google

des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses bleibt zunächst D_r noch positiv, nimmt aber stetig ab, so dass es sehr bald wieder den Werth Null erreicht hat. Im weiteren Verlaufe dieser Periode besitzt es einen negativen Werth, der, vom Vorzeichen abgesehen, stetig wächst, bis er im Moment des Aufsetzens des linken Beines auf dem Boden sein Maximum erreicht hat. Dieses Maximum des Drehungsmomentes D_r für die Drehung im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers ist, absolut genommen, bedeutend grösser als das vorhin erwähnte Maximum für die Drehung im Sinne des Uhrzeigers, wie man ohne Weiteres aus Figur 11 erkennen wird. Nachdem der linke Fuss sich vorn aufgesetzt hat und nun wieder für eine kurze Zeit beide Füsse mit dem Boden in Berührung sind, nimmt D_r sehr rasch an absoluter Grösse ab, bis es kurz vor dem erneuten Ablösen des rechten Fusses zum Zwecke der Schwingung nach vorn wieder den Werth Null erreicht hat.

In ähnlicher Weise, wie sich die sämmtlichen Schwerkräfte direct zu einem resultirenden Kräftepaar mit einer Intensität der beiden Kräfte gleich dem Gesammtgewicht des menschlichen Körpers zusammensetzen lassen, kann man auch die Effectivkräfte in allen Fällen gleich zu einem einzigen Kräftepaar zusammenfassen, dessen Kräfte durch die Effectivkraft $m_0\gamma_0$ des Gesammtschwerpunktes gemessen werden, und dessen Moment das resultirende Drehungsmoment D_r der Effectivkräfte darstellt. Dasselbe soll als „resultirendes Kräftepaar der Effectivkräfte" bezeichnet sein. Hat man nämlich die auf die Drehung einwirkende negative Effectivkraft $-m_6\gamma_6$ des Fussschwerpunktes in letzterem hinzugefügt, so lässt sich zunächst in allen Perioden diese Effectivkraft mit der im Fussgelenkmittelpunkt F angreifenden Druckcomponente $-m_6'\gamma_6'$ (vgl. Fig. 1, 3, 5, 7 und 9) zu einer Resultante von der Grösse $m_0\gamma_0$ zusammensetzen, welche die entgegengesetzte Richtung wie die Effectivkraft des Gesammtschwerpunktes besitzt. Den Angriffspunkt dieser mit $-m_0\gamma_0$ zu bezeichnenden Resultante kann man immer auf der Verbindungslinie des Fussschwerpunktes mit dem Mittelpunkt des Fussgelenks resp. auf deren Verlängerung annehmen, weil sich der Angriffspunkt einer Kraft beliebig in der Kraftrichtung verlegen lässt. Derselbe ist jedoch hier kein Punkt, der, wie bei den Gewichtskräften der Angriffspunkt H_6, für den ganzen Verlauf der Bewegung seinen Ort im Fusse beibehält. Die genaue Lage dieses Angriffspunktes

Digitized by Google

der Kraft $-m_0\gamma_0$ lässt sich zwar vorläufig auch noch gar nicht angeben, da sie von der erst durch die gegenwärtige Untersuchung zu bestimmenden Grösse und Richtung der Beschleunigung γ_6 des rechten Fussschwerpunktes abhängt; man kann aber immerhin so viel von vornherein sagen, dass der Angriffspunkt der Kraft $m_0\gamma_0$ auf der Verbindungslinie FS_6 resp. deren Verlängerung im Allgemeinen sehr nahe an F zu suchen ist. Denn wenn auch die Beschleunigung γ_6 des Fussschwerpunktes unter Umständen sehr viel bedeutender sein kann, als die gleichzeitige Beschleunigung γ_6' des Schwerpunktes von dem durch Ablösen des rechten Fusses entstehenden Theilsystem, so ist doch andererseits die Masse m_6' dieses Theilsystems beim normal gebauten Menschen ungefähr 55 mal so gross als die Masse m_6 des rechten Fusses allein. Es wird daher die Effectivkraft $m_6'\gamma_6'$ in der Regel sehr viel grösser sein als die Effectivkraft $m_6\gamma_6$ und daher der Angriffspunkt der Resultante dem Angriffspunkt F der ersteren sehr nahe liegen. In der Periode des Aufstehens des rechten Fusses mit ganzer Sohle, in welcher γ_6 den Werth Null besitzt, fällt, wie schon früher angegeben wurde, der Angriffspunkt der negativen Effectivkraft $-m_0\gamma_0$ direct mit F zusammen. Der Resultante $-m_0\gamma_0$ steht nun in Fig. 1, 5 und 7 die Effectivkraft $+m_0\gamma_0$ gegenüber. Die letztere greift in der Periode des Schwingens (Fig. 1) in F, in der Periode des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses (Fig. 5 und 7) dagegen in einem Punkte B der Fusssohle an; insbesondere wirkt sie zu Anfang und am Ende der letzteren Periode auf die Punkte M und M' und besitzt daselbst ungefähr die in Figur 11 angegebene Richtung. So weit sind die Verhältnisse ähnlich denen bei den Gewichtskräften. Dagegen lässt sich über die Lage des Angriffspunktes der Resultante aus den beiden Kräften $+(m_0\gamma_0)^r$ und $+(m_0\gamma_0)^l$ in der Periode des beiderseitigen Aufstehens, welche ebenfalls gleich und gleichgerichtet mit der Effectivkraft $m_0\gamma_0$ des Gesammtschwerpunktes ist, so lange die genaue Vertheilung der Bodenreaction auf beide Füsse noch nicht festgestellt ist, fast gar nichts aussagen, weil die beiden Componenten $+(m_0\gamma_0)^r$ und $+(m_0\gamma_0)^l$ sich nicht, wie die ihnen entsprechenden Gewichtskräfte G_0^r und G_0^l, allein in der Grösse, sondern vor allen Dingen auch in der Richtung fortwährend ändern werden.

Digitized by Google

III. Die Bewegungsgleichungen der Füsse.

Durch das resultirende Drehungsmoment D_m der Muskeln, das Drehungsmoment D_s der Schwere und das Drehungsmoment D_e der Effectivkräfte ist das Drehungsbestreben, welches die sämmtlichen Kräfte in irgend einem Moment auf den rechten Fuss ausüben, in erschöpfender Weise zum Ausdruck gebracht. Der Effect der drei Drehungsmomente muss nun in einer Winkelbeschleunigung des Fusses um die zur Gangebene senkrechte Schwerpunktsaxe, welche nach früheren Untersuchungen eine Hauptträgheitsaxe des Fusses darstellt, bestehen. Diese Winkelbeschleunigung besitzt eine derartige Grösse, dass das Product zwischen ihr und dem Trägheitsmoment des vom übrigen Körper abgelöst gedachten Fusses in Bezug auf die genannte Schwerpunktsaxe gleich der algebraischen Summe der drei Drehungsmomente ist. Dabei ist jedes der Drehungsmomente mit positivem oder negativem Vorzeichen zu versehen, je nachdem es eine Drehung im Sinne oder im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers hervorzubringen sucht, sofern man auch die thatsächlich erfolgende Winkelbeschleunigung in entsprechender Weise positiv oder negativ in Rechnung zieht. Dies ist die Bedeutung der Bewegungsgleichung, welche sich auf den rechten Fuss bezieht. Bezeichnet man die erwähnte Winkelbeschleunigung mit φ_6'', und das Trägheitsmoment des rechten Fusses um die zur Gangebene senkrechte Schwerpunktsaxe mit $m_6 \varkappa_6^2$, wobei $\varkappa_6$ den zugehörigen Trägheitsradius bedeutet, so lautet also die Bewegungsgleichung des rechten Fusses

$$m_6 \varkappa_6^2 \cdot \varphi_6'' = D_m + D_s + D_e.$$

Diese Form der Bewegungsgleichung gilt für den ganzen Verlauf der Bewegung des Gehens. Die einzelnen Perioden unterscheiden sich nur dadurch von einander, dass die Drehungsmomente in verschiedener Weise zu Stande kommen.

Man erkennt nun auch ohne Weiteres, dass man in der Bewegungsgleichung das Hilfsmittel hat, das resultirende Drehungsmoment aller in die Bewegung activ oder passiv eingreifenden, am Fusse ansetzenden Muskeln zu berechnen. Denn alle anderen

Digitized by Google

Grössen, welche in der Gleichung auftreten, sind entweder schon bekannt, oder lassen sich doch wenigstens für jeden Moment der Bewegung bestimmen. Die Masse m_0 des ganzen Körpers und die Masse m_6 des Fusses, sowie der Trägheitsradius $\varkappa_6$ des Fusses um die Schwerpunktsaxe sind durch frühere Arbeiten[1]) festgestellt worden. Die übrigen Grössen lassen sich aus der im I. Theil dieser Untersuchung gewonnenen Beziehung des ganzen Bewegungsvorganges auf ein rechtwinkliges räumliches Coordinatensystem ableiten. Insbesondere sind die Werthe der Effectivkraft $m_0 \gamma_0$ schon für den ganzen Verlauf eines Doppelschrittes bestimmt und im II. Theil niedergelegt worden. Es erübrigt nun noch, die lineare Beschleunigung des Fussschwerpunktes und die Winkelbeschleunigung der Drehung um die Schwerpunktsaxe für alle Bewegungsphasen zu ermitteln. Diese Untersuchung ist natürlich nicht allein für den im Voraufgehenden als Beispiel verwendeten rechten Fuss, sondern für beide Füsse anzustellen. Nachdem dies erreicht ist, gelingt es dann leicht, für die Perioden des Schwingens und des Aufstehens eines einzigen Beines aus der jeweiligen Stellung des Fusses die Arme aller Kräftepaare und die Momente derselben bis auf die vorläufig noch unbekannten Spannungen der Muskeln beim Drehungsmoment D_m zu bestimmen. Nur die zwei kurzen Perioden des Aufstehens beider Beine erfordern noch, wie schon angedeutet wurde, eine besondere Untersuchung, die sich mit der Vertheilung der Bodenreaction auf die beiden Füsse zu befassen hat. Dieselbe muss jedoch für später aufgespart bleiben, da eine Entscheidung über diesen Punkt sich erst treffen lässt, nachdem die kinematische Untersuchung des Ganges für die sämmtlichen Körpertheile erledigt ist. Auch die Bestimmung der Winkelbeschleunigungen des Fusses soll erst später zusammen mit der Bestimmung der Winkelbeschleunigungen der übrigen Extremitätenabschnitte vorgenommen werden. Es bleibt daher vorläufig allein die Ableitung der Beschleunigungen der beiden Fussschwerpunkte und der daraus hervorgehenden Effectivkräfte des Fusses übrig, welcher der V. und VI. Abschnitt des vorliegenden IV. Theiles der Untersuchung über den Gang des Menschen gewidmet sind.

1) vgl. No. VII des XV. Bandes und No. VIII des XVIII. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften.

Digitized by Google

IV. Ueberblick über die Thätigkeit der Muskeln des Fusses beim Gehen.

Wenn auch eine genaue Berechnung des resultirenden Drehungsmomentes der Muskeln sich erst durchführen lässt, nachdem die Beschleunigung des Fussschwerpunktes und die Winkelbeschleunigung des Fusses um die zur Gangebene senkrechte Schwerpunktsaxe für den ganzen Verlauf der Bewegung innerhalb eines Doppelschrittes festgestellt sind, so kann man doch im vorliegenden Falle sich auch ohne diese Kenntniss wenigstens einen Ueberschlag über die Betheiligung der am Fusse ansetzenden Muskeln in den einzelnen Perioden des Ganges machen. Die Verhältnisse sind nämlich beim Fusse insofern besonders einfache, als die Masse m_6 des Fusses, wie schon früher hervorgehoben wurde, sehr gering gegenüber der Masse des übrigen Theilsystems ist. Aus diesem Grunde werden nicht nur die durch das Gewicht G_6 des Fusses und durch die Effectivkraft $m_6 \gamma_6$ des Fussschwerpunktes hervorgerufenen Drehungsmomente, sondern auch das auf der linken Seite der Bewegungsgleichung stehende Product $m_6 \varkappa_6^2 \cdot \ddot{\varphi}_6$ sehr klein gegenüber allen anderen Drehungsmomenten, aus denen sich D_m, D_s und D_e zusammensetzen. Man begeht daher nur einen geringen Fehler, wenn man die Masse m_6 des Fusses vernachlässigt, und infolgedessen nicht nur das Gewicht G_6 und die Effectivkraft $m_6 \gamma_6$, sondern auch das Product $m_6 \varkappa_6^2 \cdot \ddot{\varphi}_6$ gleich Null setzt. Dann hat man es aber im Grunde nicht mehr mit einer Bewegungsgleichung zu thun, sondern nur mit der Bedingung des Gleichgewichts zwischen den noch übrig bleibenden Kräften, welche am Fusse angreifen. Denn im Falle des Gleichgewichts müssen sich alle auf den Körper einwirkenden Drehungsmomente gegenseitig vernichten oder, mit anderen Worten, die algebraische Summe Null besitzen. Man kommt also der Wirklichkeit ziemlich nahe, wenn man zur Berechnung von D_m die Gleichung

$$D_m + D_s + D_e = 0$$

verwendet. Dabei sind für die Bestimmung von D_s und D_e die in den Figuren 2, 4, 6, 8 und 10 besonders dargestellten Kräftepaare $[+G_6, -G_6]$ und $[+m_6\gamma_6, -m_6\gamma_6]$ zu vernachlässigen, und nur die durch das Gewicht G_0 und die Effectivkraft $m_0\gamma_0$ des ganzen menschlichen Körpers hervorgerufenen Kräftepaare zu berücksichtigen. Die Vernachlässigung des Kräftepaares $[+G_6, -G_6]$ kommt im Grunde darauf hinaus, dass man für das resultirende Kräftepaar der Schwere die Kraft $+G_0$ nicht im Hauptpunkte H_6 des rechten Fusses, sondern in dem unmittelbar daneben liegenden Mittelpunkte F des Fussgelenks angreifend zu denken hat. In ganz entsprechender Weise läuft die Vernachlässigung des Kräftepaares $[+m_6\gamma_6, -m_6\gamma_6]$ im Grunde darauf hinaus, dass man die Kraft $-m_0\gamma_0$ des resultirenden Kräftepaares der Effectivkräfte ebenfalls für den ganzen Verlauf der Bewegung im Mittelpunkt F des Fussgelenks anstatt in einem diesem sehr benachbarten Punkte der Verbindungslinie FS_6 angreifen lässt.

Für die verschiedenen Perioden des Ganges erhält man auf diese Weise die folgenden annähernd richtigen Resultate über die Betheiligung der über das obere Sprunggelenk hinwegziehenden Muskelgruppen im Allgemeinen.

In der Periode des Schwingens nehmen die beiden Drehungsmomente D_s und D_e den Werth Null an (Fig. 2). Demnach muss auch das resultirende Drehungsmoment D_m der Muskeln annähernd im ganzen Verlaufe dieser Periode verschwinden. Damit ist nun allerdings noch nicht gesagt, dass die am rechten Fuss ansetzenden und über das obere Sprunggelenk hinwegziehenden Muskeln während der Schwingung des rechten Fusses überhaupt nicht gespannt sind, sondern es folgt hieraus zunächst nur, dass die Spannungen aller in Thätigkeit tretenden Muskeln so bemessen sein müssen, dass das resultirende Drehungsmoment der Muskeln der vorderen Gruppe dem resultirenden Drehungsmoment der Muskeln der hinteren Gruppe gleich, oder doch wenigstens nahezu gleich ist. Da die Muskeln der einen Gruppe denen der anderen in Bezug auf die Drehung um die zur Gangebene senkrechte Axe antagonistisch sind, so kann man auch sagen, dass in der Periode des Schwingens den Muskeln der einen Gruppe durch ihre Antagonisten das Gleichgewicht gehalten wird. Mehr lässt sich natürlich zunächst nicht aus der rein mechanischen Bedingung, dass D_m nahezu gleich Null sein muss, folgern, wenn

Digitized by Google

es auch wahrscheinlich ist, dass der Gleichgewichtszustand der Muskeln dadurch hervorgerufen wird, dass eben gar keiner der betheiligten Muskeln durch Innervation zur activen Contraction gebracht wird.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, zu bemerken, dass hierdurch noch keineswegs entschieden wird, ob überhaupt während der Periode des Schwingens eines Beines Muskeln in Thätigkeit treten, oder ob die Annahme der Brüder Weber richtig ist, dass das Bein sich dabei ähnlich wie ein nur von der Schwere getriebenes Pendel verhält. Man sieht aber leicht ein, dass man auf dem eingeschlagenen Wege sehr wohl zu einem entscheidenden Urtheil über die so vielfach discutirte Frage gelangen kann, wenn man nur die beiden anderen Abschnitte der unteren Extremität in entsprechender Weise auf die an ihnen angreifenden Kräfte und die durch sie hervorgerufenen Drehungsmomente untersucht, und die letzteren in Beziehung zu den Winkelbeschleunigungen setzt, mit welchen die betreffenden Abschnitte beim Gange sich um die zur Gangebene senkrechten Schwerpunktsaxen drehen. Man wird dann in den auf diese Weise aufgestellten Bewegungsgleichungen des Unterschenkels und des Oberschenkels das Hülfsmittel erlangen, die Werthe der resultirenden Drehungsmomente D_m aller auf den Unterschenkel einerseits und den Oberschenkel andererseits einwirkenden Muskeln zu berechnen. Stellt sich auch für diese beiden Körpertheile heraus, dass D_m für den ganzen Verlauf der Periode des Schwingens annähernd den Werth Null besitzt, so ist damit erwiesen, dass das Bein allein unter dem Einfluss der Schwere und der aus der Bewegung des Körpers resultirenden Effectivkräfte seine Schwingung auszuführen vermag. Besitzen dagegen die beiden resultirenden Drehungsmomente der Muskeln Werthe, welche gegenüber den Drehungsmomenten der Schwere und Effectivkräfte nicht verschwindend klein sind, so ist damit unzweifelhaft entschieden, dass die Brüder Weber mit ihrer Ansicht über die reine Pendelschwingung des vom Boden abgelösten Beins beim Gehen sich im Irrthum befanden. Diese Frage soll in einem späteren Theile der Untersuchung über den Gang des Menschen ihre Beantwortung finden.

In der Periode des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses giebt die Bedingungsgleichung

$$D_m + D_s + D_e = 0$$

Digitized by Google

nicht nur annähernd, sondern genau die Beziehung zwischen den Drehungsmomenten an, weil im ganzen Verlaufe dieser Periode die Winkelbeschleunigung q_6'' mit grösster Annäherung verschwindet. Es ist daher in diesem Falle gar nicht nöthig, die Masse m_6 des Fusses zu vernachlässigen, um sich schon jetzt einen Einblick in die Thätigkeit der Muskeln zu verschaffen. Allerdings setzt dagegen die exacte Bestimmung der Werthe von D_m voraus, dass man für jeden Moment dieser Periode die genaue Lage des Punktes kennt, in dem man sich die ganze Reaction des Bodens angreifend denken kann. Immerhin lassen sich auch ohne diese, erst noch zu gewinnende Kenntniss schon wichtige Resultate über die Art der Muskelwirkung ableiten.

Im Anfange der Periode des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses greift die Bodenreaction in einem Punkte M der Ferse (Fig. 11) an, welcher sich hinter der durch den Mittelpunkt F des Fussgelenks gelegten Verticalen befindet. Aus diesem Grunde sucht das von der Schwere herrührende resultirende Kräftepaar $[+G_0, -G_0]$, wie schon oben auseinandergesetzt wurde, den Fuss im Sinne des Uhrzeigers zu drehen. Nun geht aus der früheren Untersuchung über die Grösse der Bodenreaction (vgl. die Tafeln V bis X des II. Theiles) hervor, dass die Beschleunigung γ_0 des Gesammtschwerpunktes und infolgedessen auch die Effectivkraft desselben im Anfang dieser Periode nach hinten und oben gerichtet ist. Die Componente $+m_0\gamma_0$ der Bodenreaction besitzt daher im Punkte M ebenfalls diese Richtung (vgl. Fig. 11). Beachtet man nun, dass die andere Kraft $-m_0\gamma_0$ des resultirenden Kräftepaares der Effectivkräfte in einem Punkt in der Nähe von F angreift, so erkennt man, dass auch dieses Kräftepaar den Fuss im Sinne des Uhrzeigers zu drehen sucht. Aus der obigen Beziehung zwischen den drei Drehungsmomenten folgt dann, dass das resultirende Kräftepaar der Muskeln den Fuss nothwendiger Weise im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers drehen muss, so wie es für die Muskeln der vorderen Gruppe gefunden wurde. Man hat also das Resultat, dass im Anfang der Periode des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses entweder nur Muskeln der vorderen Gruppe, welche durch den M. tibialis anterior repräsentirt wurde, contrahirt sein können, oder dass doch wenigstens das Drehungsmoment, mit denen die Muskeln der vorderen Gruppe auf den Fuss einwirken, bedeutend grösser sein muss als das Drehungs-

Digitized by Google

moment der hinteren Gruppe. Das gleiche Resultat gilt für die vorausgehende Periode des Aufstehens beider Füsse, wie ein Blick auf Figur 4 lehrt, falls die Annahme sich als richtig erweist, dass die in B angreifende Kraft $+(m_0\gamma_0)'$ ebenfalls nach hinten und oben gerichtet ist.

Zu Ende der Periode des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses, wo der Fuss in M' (Fig. 11) den Boden berührt, sind die Verhältnisse gerade umgekehrt wie am Anfange. Zunächst sucht das resultirende Kräftepaar der Schwere den Fuss im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers zu drehen. Ferner ist jetzt die Beschleunigung γ_0 und damit die Effectivkraft $+m_0\gamma_0$ des Gesammtschwerpunktes nach vorn und oben gerichtet, wie aus dem II. Theil der Untersuchung hervorgeht. Da die entgegengesetzt gleiche Kraft $-m_0\gamma_0$ wieder in der Nähe des Fussgelenkmittelpunktes F' angreift, so sucht auch das resultirende Kräftepaar der Effectivkräfte den Fuss in der umgekehrten Richtung des Uhrzeigers zu drehen. Daraus geht aber hervor, dass entweder allein Muskeln der hinteren Gruppe, welche durch die Wadenmuskulatur repräsentirt war, sich in diesem Moment contrahiren, oder dass sie doch wenigstens mit einem bedeutend grösseren Drehungsmoment auf den Fuss einwirken als die Muskeln der vorderen Gruppe. Ganz entsprechend gestalten sich die Verhältnisse in der nun folgenden zweiten Periode des doppelten Aufstehens, sofern man berechtigt ist, die Kraft $+(m_0\gamma_0)'$ nach vorn und oben gerichtet anzunehmen, so wie es in Figur 10 dargestellt ist.

Da am Ende der Periode des alleinigen Aufstehens des rechten Fusses hauptsächlich die Muskeln der hinteren Gruppe, am Anfange derselben dagegen hauptsächlich die Muskeln der vorderen Gruppe in Thätigkeit sind, so werden in einem innerhalb dieser Periode liegenden Moment die Muskeln beider Gruppen sich das Gleichgewicht halten müssen.

Nimmt man an, dass stets nur Muskeln einer der beiden Gruppen innervirt werden, so hätte man also folgendes, allerdings nur angenähert richtige Schema für die Thätigkeit der am Fuss ansetzenden und über das obere Sprunggelenk hinwegziehenden Muskeln: Während das Bein seine Schwingung nach vorn ausführt, werden entweder gar keine von den genannten Muskeln, oder dieselben doch nur mit verhältnissmässig geringer Spannung zur Contraction gebracht. Sobald sich das Bein

Digitized by Google

vorn auf den Boden aufsetzt, contrahiren sich sofort Muskeln der vorderen Gruppe, also z. B. der M. tibialis anterior. Einige Zeit, nachdem sich das Bein mit der ganzen Fusssohle aufgestellt hat, werden die Muskeln der vorderen Gruppe von denen der hinteren Gruppe, in erster Linie also von der Wadenmuskulatur abgelöst. Die letztere bleibt in Contraction, bis das Bein wieder den Boden verlässt, um von Neuem seine Schwingung nach vorn zu beginnen.

Damit hat man allerdings zunächst nur ein rohes Schema, welches die Thätigkeit der auf den Fuss einwirkenden Muskeln ganz im Allgemeinen annähernd charakterisiren kann, ohne Auskunft über den genauen Spannungszustand der einzelnen Muskeln in den aufeinanderfolgenden Phasen der Bewegung zu geben. Indem die spätere Untersuchung nicht nur die Masse und die Trägheitsmomente, sondern vor allen Dingen auch die Winkelbeschleunigungen des Fusses in Rücksicht zieht, und ausserdem sich auch auf die übrigen Abschnitte der unteren Extremitäten erstreckt, wird sie zeigen, inwieweit dieses Schema der Correctur bedarf.

Digitized by Google

V. Die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen des Fussschwerpunktes.

Die Bahncurven der beiden Fussschwerpunkte sind schon früher abgeleitet und auf das der Untersuchung zu Grunde liegende Coordinatensystem bezogen worden. Ihre Coordinaten finden sich für die drei genauer discutirten Versuche in den Tabellen 1, 2 und 5 auf den Seiten 48, 51 und 63 des II. Theiles der Untersuchung des menschlichen Ganges gemeinsam mit den Coordinaten der Bahnen aller anderen Schwerpunkte niedergelegt. Es erübrigt nun noch, die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen zu bestimmen, welche die beiden Fussschwerpunkte in jedem Moment der Bewegung besitzen. Die Methode der Ableitung der Geschwindigkeiten und Beschleunigungen aus den Coordinaten ist schon im II. Theil (Seite 85 ff.) ausführlich auseinandergesetzt worden, so dass eine genaue Beschreibung derselben jetzt überflüssig erscheint.

Es mag nur noch einmal kurz erwähnt werden, dass man sich zunächst aus den Werthen jeder der drei Coordinaten eine sogenannte Wegcuve zu verschaffen hat, welche die Abhängigkeit der betreffenden Coordinate von der Zeit graphisch darstellt. Die Abscissen der einzelnen Punkte einer solchen Wegcurve sind der von einem bestimmten Moment (dem Moment der ersten Bewegungsphase bei jedem der drei Versuche) an verflossenen Zeit proportional, und zwar so, dass eine Zeitsecunde durch die Länge von 1 dm dargestellt ist. Demnach entspricht einem Millimeter auf der Abscisse ein Zeitintervall von $^1/_{100}$ Secunde. Die Ordinaten der Punkte auf der Wegcurve geben dagegen die Grösse der betreffenden Coordinate in dem Zeitmoment an, welcher dem zugehörigen Abscissenwerthe entspricht. In dieser Weise finden sich oben auf den mittleren und rechten Feldern der Tafeln I, II und III die zu den drei Versuchen gehörenden Wegcurven für die Y-Coordinate (Seitenrichtung) und die Z-Coordinate (verticale Richtung) der Schwer-

Digitized by Google

punkte beider Füsse dargestellt. Dabei sind auf den drei Tafeln alle zum rechten Fussschwerpunkt gehörenden Curven schwarz und alle dem linken Fussschwerpunkt angehörenden roth gezeichnet.

Es ist schon früher hervorgehoben worden, dass die Construction der Wegcurven ein sehr geeignetes Mittel darstellt, die Genauigkeit der ursprünglichen Coordinatenbestimmung noch etwas zu erhöhen. Da nun solche Curven aus physikalischen Gründen (vgl. Theil II S. 86 ff.) keine kleinen Buckel haben darf, so ist man genöthigt, sie in der Weise zwischen den 31 Punkten, deren Coordinaten bekannt sind, hindurchzuziehen, dass sie denselben möglichst nahe kommt und doch dabei einen stetigen Verlauf ohne kleine Unebenheiten zeigt. Wie wenig sich die Curven von den vorher festgelegten Punkten entfernen, geht aus den Tafeln I bis III deutlich hervor. Mit Hülfe der Ordinaten der Wegcurven kann man dann hinterher nicht nur die Werthe der Coordinaten des Fussschwerpunktes für die 31 durch die Momentphotographie herausgegriffenen Bewegungsphasen corrigiren, sondern auch überhaupt für jeden Moment der Bewegung die Coordinaten angeben. Es ist also zugleich die Construction der Wegcurven gleichbedeutend mit einer graphischen Interpolation der Coordinaten für alle Zwischenmomente. Die verbesserten Y- und Z-Coordinaten finden sich für beide Fussschwerpunkte in die später folgenden Tabellen 1 bis 6 eingetragen. Ein Vergleich mit den entsprechenden Werthen der Tabellen 1, 2 und 5 des II. Theiles zeigt, dass die Correcturen im Allgemeinen nur Bruchtheile eines Millimeters ausmachen.

Die Wegcurven für die X-Coordinate (Gangrichtung) lassen sich nicht in derselben Weise aufzeichnen, wie die zu den beiden anderen Coordinaten gehörenden, weil die X-Coordinate sich für alle Punkte des menschlichen Körpers im Verlauf eines Doppelschrittes um die doppelte Schrittlänge, d. h. also um ca. 1 1/2 m ändert. Aus diesem Grunde ist schon früher (II. Theil) zum Zwecke der Ableitung der Geschwindigkeiten und Beschleunigungen des Gesammtschwerpunktes der ganze Bewegungsvorgang auf ein Coordinatensystem bezogen worden, welches sich mit der mittleren Ganggeschwindigkeit gleichmässig in der Gangrichtung fortbewegt, ohne dabei irgend welche Drehung auszuführen. Man gewinnt dadurch den Vortheil, dass auch die in die Gangrichtung fallende Coordinate des Gesammtschwerpunktes nicht sehr grosse und

Digitized by Google

ausserdem periodisch sich wiederholende Werthe annimmt, während die Y- und Z-Coordinaten durch die Bewegung des Coordinatensystems nicht geändert werden. Die aus der X-Coordinate des bewegten Systems abgeleiteten relativen Geschwindigkeiten für die Bewegung in der Gangrichtung unterscheiden sich von den entsprechenden absoluten Geschwindigkeitswerthen nur um die constante mittlere Ganggeschwindigkeit. Infolgedessen stimmen die aus den relativen Geschwindigkeiten gewonnenen Beschleunigungen genau mit den absoluten Beschleunigungswerthen überein.

Bezieht man nun auch die Bewegung der Fussschwerpunkte auf das bewegliche Coordinatensystem, so erreicht man dadurch jedoch noch keine relativ kleinen Werthe für die in die Gangrichtung fallende Coordinate. Dies rührt daher, dass die Bewegung der Füsse beim Gehen am allermeisten von der gleichförmigen Bewegung des Coordinatensystems abweicht. Während der Fuss auf dem Boden aufsteht, bewegt er sich in demselben Maasse gegen die frontale Coordinatenebene des gleichförmig bewegten Systems von vorn nach hinten, als dieses selbst vorwärts schreitet. Wenn dann der Fuss sich vom Boden ablöst und nach vorn schwingt, erreicht er schliesslich eine Geschwindigkeit, die mehr als dreimal so gross wie die Geschwindigkeit des Coordinatensystems ist. Daher nähert sich der Fuss nicht nur der gleichmässig fortschreitenden Frontalebene des Systems sehr rasch von hinten, sondern er schiesst auch eine sehr grosse Strecke über dieselbe hinaus. Infolgedessen werden die Ordinaten der entsprechenden Wegcurven für beide Fussschwerpunkte so gross, dass sie in einem Missverhältniss zu den die Zeit repräsentirenden Abscissenlängen stehen. Aus diesem Grunde sind im Interesse der grösstmöglichen Genauigkeit der Resultate die zur X-Coordinate des beweglichen Coordinatensystems gehörenden Wegcurven so gezeichnet worden, dass die Zeit von 1 Secunde durch eine Abscissenlänge von 1 m repräsentirt wurde. Hierzu machten sich sehr grosse Bogen von Millimeterpapier nothwendig. Die auf den Tafeln I, II und III im linken Felde oben abgebildeten Wegcurven stellen nur eine im Maassstabe 1 : 10 verkleinerte Copie der für die Ableitung der Geschwindigkeiten und Beschleunigungen thatsächlich verwendeten Wegcurven dar.

Die Werthe der in die Gangrichtung fallenden Coordinate des beweglichen Coordinatensystems, welche wieder als relative

Digitized by Google

X-Coordinate bezeichnet sein soll, leitet man in der früher auseinandergesetzten Weise (vgl. II. Theil S. 69) ab. Man hat also zu diesem Zwecke von den absoluten Werthen der X-Coordinate, welche für die drei Versuche in den Tabellen 1, 2 und 5 auf den Seiten 48, 51 und 63 des II. Theiles aufgezeichnet und der Vollständigkeit halber noch einmal in den folgenden Tabellen 1 bis 6 dieses Theiles der Untersuchung mit angeführt worden sind, die in Tabelle 6 auf Seite 70 des II. Theiles niedergelegten Abstände der YZ-Ebenen des bewegten und des ruhenden Coordinatensystems abzuziehen. Die hierdurch gewonnenen relativen X-Coordinaten der beiden Fussschwerpunkte finden sich ebenfalls in den späteren Tabellen 1 bis 6 niedergelegt.

Aus den Wegcurven leitet man nun in der früher geschilderten Art (II. Theil S. 88 ff.) die Geschwindigkeiten des Fussschwerpunktes dadurch ab, dass man für eine genügende Anzahl von Punkten einer jeden Wegcurve die Tangentenrichtung bestimmt. Die trigonometrische Tangente des Winkels, den die Tangentenrichtung mit der Richtung der Abscissenaxe bildet, ist direct proportional der Grösse der Geschwindigkeit, welche der Fussschwerpunkt in der betreffenden Coordinatenrichtung und in dem Moment, welcher der Abscisse des Berührungspunktes der Tangente entspricht, besitzt. Aus den auf diese Weise abgeleiteten Geschwindigkeitswerthen construirt man sich dann weiter die jeder Wegcurve entsprechende Geschwindigkeitscurve, deren Abscissen wieder der Zeit, und deren Ordinaten der Geschwindigkeit in der betreffenden Coordinatenrichtung proportional sind. Diese Geschwindigkeitscurven finden sich für alle drei Versuche und alle drei Coordinatenrichtungen auf den Tafeln I, II und III unter den zugehörenden Wegcurven aufgezeichnet. Es ist dabei nur zu bemerken, dass hier die Einheit der Geschwindigkeit, welche ein Körper besitzt, wenn er in jeder Secunde bei gleichmässiger Bewegung 1 cm zurücklegt, nicht wie bei der Veranschaulichung der Bewegung des Gesammtschwerpunktes (Tafel V, VI und VII des II. Theiles) durch eine Ordinatenlänge von 1 mm, sondern nur durch eine solche von $^1/_{10}$ mm dargestellt ist. Man hat sich also alle Ordinaten dieser Geschwindigkeitscurven 10 mal so gross vorzustellen, als wie sie auf den Tafeln I, II und III gezeichnet sind, wenn man die Geschwindigkeiten der Fussschwerpunkte mit denen des Gesammtschwerpunktes vergleichen will.

Digitized by Google

Aus den Ordinaten einer Geschwindigkeitscurve gewinnt man nun ohne Weiteres die Werthe der Geschwindigkeit für irgend einen Moment der Bewegung. Dieselben sind für alle Punkte, welche den 31 bei dem Versuch herausgegriffenen Bewegungsphasen entsprechen, gemessen und die Resultate dieser Messung ebenfalls in den späteren Tabellen 1 bis 6 niedergelegt worden. Für die Bewegung in der Gangrichtung erhält man aus diesen Geschwindigkeitscurven zunächst nur die Werthe der relativen Geschwindigkeit, welche der Bewegung der Fussschwerpunkte gegen das bewegte Coordinatensystem entsprechen. Die auf den ruhenden Raum bezogenen absoluten Geschwindigkeitswerthe berechnet man aus den letzteren durch Hinzufügen der mittleren Ganggeschwindigkeit, welche für die drei Versuche (vgl. II. Theil S. 67) bezüglich 157,32 cm sec^{-1}; 158,35 cm sec^{-1} und 145,33 cm sec^{-1} betrug. Diese absoluten Geschwindigkeiten der Bewegung in der Gangrichtung finden sich ebenfalls in den Tabellen 1 bis 6 angegeben.

Auf dieselbe Weise, wie man aus den Wegcurven die Geschwindigkeitscurven gewinnt, leitet man aus letzteren die Beschleunigungscurven ab (vgl. II. Theil, S. 91 ff.). Diese Beschleunigungscurven sind ebenfalls auf den Tafeln I, II und III unterhalb der Geschwindigkeitscurven abgebildet. Auch bei ihnen ist die Zeit von 1 Secunde durch die Länge von 1 dm dargestellt; dagegen entspricht jetzt die Ordinatenlänge von 1 mm der Beschleunigung von 100 cm sec^{-2}, während früher bei den Beschleunigungscurven des Gesammtschwerpunktes auf den Tafeln V, VI und VII des II. Theiles eine Beschleunigung von 100 cm sec^{-2} durch eine Länge von 10 mm veranschaulicht wurde. Man hat daher auch bei den Beschleunigungscurven der beiden Fussschwerpunkte die Ordinaten auf das Zehnfache vergrössert zu denken, wenn man sie mit den Ordinaten der entsprechenden Beschleunigungscurven des Gesammtschwerpunktes vergleichen will.

Durch Messung der zu den 31 discutirten Bewegungsphasen eines jeden Versuches gehörenden Ordinaten gewinnt man die Werthe der Beschleunigungen, welche in den Tabellen 1 bis 6 aufgezeichnet sind.

Bei der Feststellung der Geschwindigkeiten und der Beschleunigungen ist immer sorgfältig der Grad der Genauigkeit erwogen worden, der sich im einzelnen Falle erreichen lässt. Des-

Digitized by Google

Bewegung des rechten Fussschwerpunktes beim I. Versuch.

Tabelle 1.

Nr.	Coordinaten in cm				Geschwindigkeiten in cm sec^{-1}				Beschleunigungen in cm sec^{-2}			Nr.
	x_6		y_6	z_6	Gangrichtung		Seitenrichtung	Verticale Richtung	Gangrichtung	Seitenrichtung	Verticale Richtung	
	relativ	absolut			relativ	absolut						
1	−34,39	4,86	+7,42	16,85	+195	+352	− 4	−13	+2670	− 30	−1190	1
2	−26,01	19,27	+7,23	15,86	+261	+418	− 6	−43	+ 890	− 20	− 760	2
3	−15,73	35,58	+6,98	13,97	+280	+437	− 7	−68	+ 470	− 10	− 200	3
4	− 4,54	52,80	+6,75	11,18	+306	+463	− 7	−64	+ 620	− 10	+ 460	4
5	+ 7,60	70,97	+6,49	9,35	+318	+475	− 7	−32	+ 30	+ 30	+1030	5
6	+19,48	88,88	+6,31	8,82	+302	+459	0	+ 8	− 900	+470	+1390	6
7	+30,10	105,53	+6,75	10,03	+251	+408	+25	+59	−1730	+230	+1130	7
8	+38,38	119,84	+7,06	12,03	+158	+315	+20	+53	−3380	−890	−1910	8
9	+40,43	127,92	+7,73	12,70	− 61	+ 96	−19	−49	−3400	−640	−2000	9
10	+37,81	131,33	+6,80	9,00	− 52	+105	−23	−75	+ 300	+230	+ 450	10
11	+35,26	134,81	+6,27	7,71	−100	+ 57	−11	−38	−3160	+400	+1120	11
12	+30,10	135,68	+6,05	6,70	−145	+ 12	− 1	− 8	− 590	+110	+ 370	12
13	+24,30	135,91	+6,07	6,08	−157	0	+ 1	0	− 20	+ 10	+ 30	13
14	+18,28	135,92	+6,10	6,70	−157	0	0	+ 2	0	− 40	0	14
15	+12,26	135,93	+6,06	6,73	−157	0	− 1	+ 2	0	− 30	0	15
16	+ 6,23	135,93	+6,01	6,77	−157	0	− 1	+ 2	0	− 20	0	16
17	+ 0,21	135,94	+5,97	6,81	−157	0	− 1	+ 2	0	− 10	0	17
18	− 5,81	135,95	+5,91	6,85	−157	0	− 1	+ 2	0	+ 10	0	18
19	−11,82	135,97	+5,86	6,88	−157	0	− 1	+ 2	0	+ 30	0	19
20	−17,82	136,00	+5,82	6,93	−157	0	0	+ 3	0	+ 50	+ 50	20
21	−23,57	136,28	+5,84	7,17	−150	+ 7	+ 2	+ 7	+ 240	+ 70	+ 140	21
22	−29,05	136,83	+5,98	7,74	−140	+ 17	+ 6	+17	+ 310	+ 70	+ 280	22
23	−34,15	137,79	+6,17	8,60	−125	+ 32	+ 1	+32	+ 480	−530	+ 470	23
24	−38,35	139,59	+6,80	10,53	− 98	+ 59	− 7	+58	+1150	+110	+ 930	24
25	−40,70	143,27	+5,87	13,23	− 8	+149	− 2	+98	+3450	0	+ 700	25
26	−38,88	151,42	+5,67	16,46	+108	+265	− 8	+53	+2540	−330	−2110	26
27	−33,11	162,02	+5,17	16,80	+189	+346	−14	−17	+1490	− 10	−1270	27
28	−24,72	177,34	+4,68	15,54	+224	+381	− 9	−49	+ 620	+200	− 650	28
29	−15,78	192,31	+4,52	13,35	+258	+415	0	−62	+1170	+250	− 130	29
30	− 5,06	209,06	+4,67	10,60	+289	+446	+ 9	−58	+ 350	+210	+ 360	30
31	+ 5,85	226,00	+5,14	9,01	+296	+453	+14	−36	+ 20	+ 70	+ 790	31

halb finden sich in den Tabellen 1 bis 6 (S. 522—527), in denen in übersichtlicher Weise die Resultate der Untersuchungen über die Bewegung der beiden Fussschwerpunkte für alle drei Versuche zusammengestellt sind, die Maasszahlen der Geschwindigkeit auf Ganze, die der Beschleunigung auf Zehner abgerundet angegeben.

Digitized by Google

Bewegung des linken Fussschwerpunktes beim I. Versuch.

Tabelle 2.

Nr.	Coordinaten in cm				Geschwindigkeiten in cm sec^{-1}				Beschleunigungen in cm sec^{-2}			Nr.
	x_7		y_7	z_7	Gangrichtung		Seitenrichtung	Verticale Richtung	Gangrichtung	Seitenrichtung	Verticale Richtung	
	relativ	absolut			relativ	absolut						
1	+17,62	56,87	−6,21	6,10	−157	0	− 1	+ 1	0	+ 30	0	1
2	+11,66	56,94	−6,23	6,11	−157	0	0	+ 1	0	+ 20	0	2
3	+ 5,62	56,93	−6,21	6,13	−157	0	0	+ 1	0	+ 10	0	3
4	− 0,36	56,98	−6,20	6,15	−157	0	+ 1	+ 1	0	+ 10	0	4
5	− 6,38	56,99	−6,18	6,16	−157	0	+ 1	+ 2	0	0	+ 10	5
6	−12,41	56,99	−6,13	6,17	−157	0	+ 1	+ 3	0	− 20	+ 10	6
7	−18,43	57,00	−6,10	6,20	−157	0	0	+ 4	0	− 40	+ 30	7
8	−24,41	57,05	−6,10	6,35	−150	+ 7	− 3	+ 6	+ 220	−180	+ 110	8
9	−29,95	57,54	−6,36	6,75	−139	+ 18	−11	+ 15	+ 350	−140	+ 260	9
10	−35,02	58,50	−6,80	7,60	−120	+ 37	−11	+ 31	+ 710	+140	+ 540	10
11	−39,13	60,42	−7,08	9,20	− 78	+ 79	− 3	+ 62	+1370	+170	+1140	11
12	−41,64	63,94	−7,21	12,40	− 11	+146	− 7	+126	+2440	−710	+ 790	12
13	−39,53	72,08	−7,69	16,40	+ 90	+247	−12	+ 81	+2870	+300	−2430	13
14	−34,22	83,42	−7,58	17,63	+187	+344	+ 8	− 3	+2040	+270	−1690	14
15	−24,91	98,76	−7,16	16,33	+250	+407	+11	− 52	+1240	− 20	− 780	15
16	−15,10	114,60	−6,78	14,03	+284	+441	+ 8	− 71	+ 490	−130	− 160	16
17	− 4,49	131,24	−6,58	11,35	+295	+452	+ 3	− 67	+ 250	−160	+ 340	17
18	+ 6,74	148,50	−6,63	9,25	+316	+473	− 4	− 40	+ 550	−190	+ 890	18
19	+18,89	166,68	−6,93	8,54	+313	+470	−13	+ 6	− 590	−260	+1660	19
20	+30,16	183,98	−7,53	9,82	+257	+414	−25	+ 64	−2330	−370	+ 900	20
21	+37,87	197,72	−8,60	12,45	+128	+285	−26	+ 56	−4330	+310	−1650	21
22	+39,56	205,44	−9,05	12,30	− 39	+118	+12	− 59	−3610	+600	−1680	22
23	+36,44	208,35	−8,40	9,43	− 91	+ 66	+17	− 76	+1170	− 90	+ 550	23
24	+33,46	211,40	−7,88	7,35	− 81	+ 76	+ 9	− 34	−1710	−300	+1090	24
25	+28,65	212,62	−7,63	6,40	−150	+ 7	− 1	− 8	− 430	−200	+ 300	25
26	+22,64	212,64	−7,73	6,26	−157	0	− 4	0	0	+ 40	+ 40	26
27	+16,63	212,66	−7,78	6,32	−157	0	− 2	+ 2	0	+ 40	0	27
28	+10,62	212,68	−7,79	6,38	−157	0	− 1	+ 2	0	+ 20	0	28
29	+ 4,61	212,70	−7,80	6,44	−157	0	0	+ 2	0	+ 10	0	29
30	− 1,40	212,72	−7,81	6,50	−157	0	0	+ 2	0	+ 10	0	30
31	− 7,40	212,75	−7,82	6,57	−157	0	0	+ 2	0	0	0	31

Da die zufällig bei den Versuchen durch die Photographie herausgegriffenen Bewegungsphasen natürlich im Allgemeinen nicht zu Maximal- oder Minimalwerthen der Coordinaten, Geschwindigkeiten oder Beschleunigungen gehören werden, die letzteren aber für die Charakterisirung des ganzen Bewegungsvorganges von

Digitized by Google

Bewegung des rechten Fussschwerpunktes beim II. Versuch.

Tabelle 3.

Nr.	Coordinaten in cm				Geschwindigkeiten in cm sec^{-1}				Beschleunigungen in cm sec^{-2}			Nr.
	x_s		y_s	z_s	Gangrichtung		Seitenrichtung	Verticale Richtung	Gangrichtung	Seitenrichtung	Verticale Richtung	
	relativ	absolut			relativ	absolut						
1	−39,80	4,45	+7,01	14,22	+ 46	+204	− 8	+93	+2450	− 60	−1890	1
2	−36,44	13,88	+6,66	16,60	+130	+294	−10	+29	+2290	− 30	−1520	2
3	−29,83	26,56	+6,28	16,55	+223	+381	− 9	−26	+1770	+ 60	−1060	3
4	−20,46	42,00	+6,05	14,78	+264	+422	− 5	−57	+ 620	+ 240	− 580	4
5	−10,69	57,84	+6,06	12,53	+291	+449	+ 5	−63	+ 750	+ 220	− 10	5
6	+ 0,78	75,38	+6,32	10,20	+307	+465	+ 8	−55	+ 180	− 60	+ 550	6
7	+13,36	94,03	+6,58	8,65	+304	+462	+ 5	−26	− 430	− 40	+1210	7
8	+23,55	110,29	+6,91	8,77	+278	+436	+16	+31	−1030	+ 750	+1590	8
9	+34,34	127,15	+7,20	10,80	+204	+362	+20	+65	−3480	− 380	− 250	9
10	+38,82	137,70	+8,15	12,55	+ 26	+184	− 3	−13	−4020	−3100	−2850	10
11	+37,05	142,90	+6,90	10,51	− 79	+ 79	−56	−62	+ 500	+ 80	− 240	11
12	+35,25	146,27	+5,74	8,25	− 90	+ 68	−15	−48	−1590	+ 420	+ 790	12
13	+30,85	147,94	+5,36	6,87	−134	+ 24	− 5	−16	− 810	+ 170	+ 680	13
14	+25,20	148,36	+5,28	6,51	−156	+ 2	− 1	− 1	− 240	+ 60	+ 140	14
15	+19,14	148,37	+5,26	6,51	−158	0	0	+ 3	0	− 10	0	15
16	+13,09	148,39	+5,24	6,53	−158	0	0	+ 3	0	− 30	0	16
17	+ 7,03	148,40	+5,22	6,57	−158	0	− 1	+ 3	0	− 20	0	17
18	+ 0,97	148,41	+5,19	6,60	−158	0	− 1	+ 3	0	− 10	0	18
19	− 5,08	148,43	+5,14	6,63	−158	0	− 1	+ 4	0	0	+ 10	19
20	−11,12	148,46	+5,09	6,66	−158	0	− 1	+ 4	0	+ 10	+ 20	20
21	−17,14	148,51	+5,00	6,71	−158	0	− 1	+ 5	0	+ 60	+ 60	21
22	−22,91	148,81	+5,06	6,94	−151	+ 7	+ 1	+11	+ 210	+ 120	+ 180	22
23	−28,42	149,37	+5,13	7,53	−142	+ 16	+ 6	+19	+ 310	+ 110	+ 390	23
24	−33,61	150,27	+5,31	8,56	−126	+ 32	0	+37	+ 640	− 450	+ 720	24
25	−37,05	152,28	+5,22	10,58	− 89	+ 69	− 2	+65	+1380	+ 160	+ 910	25
26	−39,02	156,30	+5,29	13,40	− 1	+157	+ 6	+89	+3500	+ 140	+ 20	26
27	−37,09	164,98	+5,52	16,49	+107	+265	+ 4	+49	+2390	− 160	−1780	27
28	−31,21	176,93	+5,60	17,08	+187	+345	+ 2	−11	+1370	+ 40	−1250	28
29	−23,20	191,02	+5,73	15,97	+226	+384	+ 5	−43	+ 800	+ 70	− 770	29
30	−13,95	206,33	+6,01	13,81	+273	+431	+ 8	−67	+2030	+ 70	− 420	30
31	− 2,63	223,72	+6,38	11,14	+305	+463	+11	−78	+ 340	+ 50	− 170	31

grosser Bedeutung sind, so mussten diese Maximalstellen von den einzelnen Curven der Tafeln I, II und III noch besonders aufgesucht und die zugehörigen Abscissen- und Ordinatenwerthe bestimmt werden. Die Resultate dieser Untersuchung finden sich in ähnlicher Weise, wie dies früher für die Bewegung des Gesammt-

Digitized by Google

Bewegung des linken Fussschwerpunktes beim II. Versuch.

Tabelle 4.

Nr.	Coordinaten in cm				Geschwindigkeiten in cm sec^{-1}				Beschleunigungen in cm sec^{-2}			Nr.
	x_7 relativ	x_7 absolut	y_7	z_7	Gangrichtung relativ	Gangrichtung absolut	Seitenrichtung	Verticale Richtung	Gangrichtung	Seitenrichtung	Verticale Richtung	
1	+26,85	71,10	−6,02	6,01	−158	0	0	+ 2	0	+ 10	0	1
2	+20,77	71,09	−6,01	6,02	−158	0	0	+ 2	0	+ 20	0	2
3	+14,69	71,08	−6,00	6,03	−158	0	0	+ 2	0	+ 20	0	3
4	+ 8,60	71,06	−5,98	6,04	−158	0	+ 1	+ 2	0	+ 30	0	4
5	+ 2,50	71,03	−5,96	6,05	−158	0	+ 1	+ 2	0	+ 20	0	5
6	− 3,56	71,04	−5,94	6,07	−158	0	+ 1	+ 2	0	+ 10	0	6
7	− 9,62	71,05	−5,92	6,09	−158	0	+ 1	+ 3	0	− 10	+ 20	7
8	−15,68	71,06	−5,89	6,11	−158	0	0	+ 4	0	− 30	+ 50	8
9	−21,72	71,09	−5,92	6,18	−155	+ 3	− 2	+ 5	+ 230	−110	+ 120	9
10	−27,32	71,56	−6,07	6,44	−144	+ 14	− 7	+ 11	+ 340	−160	+ 260	10
11	−32,74	72,21	−6,40	7,32	−129	+ 29	−10	+ 24	+ 460	− 20	+ 520	11
12	−37,29	73,73	−6,74	8,30	−103	+ 55	− 7	+ 50	+ 890	+270	+1080	12
13	−40,27	76,82	−6,87	11,25	− 41	+117	− 8	+108	+2630	−900	+1390	13
14	−39,57	83,59	−7,48	15,10	+ 75	+233	−16	+ 99	+3260	+330	−1500	14
15	−34,50	94,73	−7,62	17,29	+183	+341	+ 9	+ 18	+2120	+280	−2440	15
16	−26,36	108,94	−7,18	16,62	+236	+394	+13	− 49	+ 920	+ 20	−1160	16
17	−16,62	124,65	−6,72	14,37	+266	+424	+ 9	− 72	+ 770	−260	− 330	17
18	− 5,72	141,72	−6,58	11,65	+303	+461	0	− 70	+1110	−180	+ 280	18
19	+ 6,69	160,20	−6,70	9,33	+335	+493	− 5	− 48	+ 340	−120	+ 830	19
20	+19,28	178,86	−6,98	8,33	+314	+472	− 9	0	−1450	− 70	+1600	20
21	+29,66	195,31	−7,39	9,45	+242	+400	−12	+ 74	−2270	− 30	+1150	21
22	+37,08	208,80	−7,86	11,88	+138	+296	− 9	+ 87	−3330	+380	− 530	22
23	+39,59	217,38	−7,66	12,32	− 60	+ 98	+27	− 44	−4520	+560	−3000	23
24	+36,53	220,39	−6,54	9,46	− 66	+ 92	+29	− 77	+ 930	−280	+ 680	24
25	+33,63	223,56	−5,63	7,65	−104	+ 54	+12	− 30	−2040	−640	+1020	25
26	+28,65	224,65	−5,52	6,80	−149	+ 9	− 2	− 6	− 570	−120	+ 310	26
27	+22,62	224,69	−5,63	6,69	−158	0	− 3	− 2	0	+ 30	+ 10	27
28	+16,56	224,70	−5,66	6,68	−158	0	− 1	− 1	0	+ 40	0	28
29	+10,50	224,71	−5,67	6,68	−158	0	0	− 1	0	+ 30	0	29
30	+ 4,44	224,72	−5,68	6,68	−158	0	0	− 1	0	+ 10	0	30
31	− 1,62	224,73	−5,69	6,67	−158	0	0	− 1	0	+ 10	0	31

schwerpunktes (II. Theil Tabelle 13) geschehen ist, in den Tabellen 7 bis 12 (S. 528—533) zusammengestellt. Neben der bis auf tausendstel Secunden angegebenen Zeit, welche bis zu dem betreffenden Moment des Maximums oder Minimums vom Augenblick der ersten der 31 Bewegungsphasen eines jeden Versuchs an verflossen ist,

Digitized by Google

Bewegung des rechten Fussschwerpunktes beim III. Versuch (mit Belastung).

Tabelle 5.

Nr.	Coordinaten in cm				Geschwindigkeiten in cm sec^{-1}				Beschleunigungen in cm sec^{-2}			Nr.
	x_6 relativ	x_6 absolut	y_6	z_6	Gangrichtung relativ	Gangrichtung absolut	Seitenrichtung	Verticale Richtung	Gangrichtung	Seitenrichtung	Verticale Richtung	
1	−27,18	4,70	+ 4,89	14,92	+252	+397	+12	− 42	+1380	+ 90	−1050	1
2	−16,94	20,51	+ 5,40	12,75	+287	+432	+16	− 64	+ 590	+ 130	− 280	2
3	− 5,42	37,60	+ 6,14	10,34	+307	+452	+23	− 56	+ 620	+ 190	+ 310	3
4	+ 6,47	55,06	+ 7,38	8,56	+319	+464	+32	− 31	+ 50	+ 290	+ 890	4
5	+18,38	72,54	+ 8,96	8,11	+300	+445	+44	+ 7	− 970	+ 480	+1510	5
6	+29,00	88,73	+10,99	9,60	+238	+383	+51	+ 76	−2240	− 240	+1150	6
7	+35,84	101,14	+12,73	12,03	+121	+266	+33	+ 22	−4190	− 730	−2730	7
8	+36,89	107,76	+13,45	11,20	− 68	+ 77	− 3	− 47	−2700	−1060	−1070	8
9	+34,32	110,76	+13,04	8,51	− 59	+ 86	−10	− 66	− 260	+ 320	+ 310	9
10	+31,18	113,19	+12,77	6,44	−116	+ 29	− 5	− 33	−2000	+ 70	+1440	10
11	+26,17	113,75	+12,65	5,99	−144	+ 1	− 3	− 2	− 160	+ 40	+ 290	11
12	+20,60	113,75	+12,58	5,98	−145	0	− 2	+ 2	0	+ 30	0	12
13	+15,03	113,75	+12,51	6,00	−145	0	− 2	+ 2	0	+ 20	0	13
14	+ 9,46	113,75	+12,47	6,02	−145	0	− 1	+ 2	0	+ 10	0	14
15	+ 3,91	113,77	+12,41	6,04	−145	0	− 1	+ 2	0	+ 10	0	15
16	− 1,66	113,77	+12,36	6,07	−145	0	− 1	+ 2	0	+ 10	0	16
17	− 7,23	113,77	+12,33	6,09	−145	0	− 1	+ 2	0	+ 10	0	17
18	−12,79	113,78	+12,28	6,11	−145	0	0	+ 3	0	+ 20	+ 20	18
19	−18,35	113,79	+12,29	6,17	−145	0	+ 1	+ 5	0	+ 30	+ 70	19
20	−23,04	114,07	+12,36	6,47	−137	+ 8	+ 2	+ 9	+ 260	+ 70	+ 150	20
21	−28,63	114,65	+12,49	7,08	−125	+ 20	+ 5	+ 20	+ 350	+ 30	+ 320	21
22	−33,16	115,69	+12,58	8,11	−108	+ 37	− 6	+ 37	+ 570	− 610	+ 560	22
23	−36,78	117,64	+12,15	10,02	− 77	+ 68	−17	+ 67	+1180	− 240	+1040	23
24	−38,37	121,62	+11,44	13,30	+ 5	+150	−28	+105	+2850	− 280	+ 450	24
25	−36,17	129,39	+10,15	16,68	+109	+254	−41	+ 56	+2380	− 430	−2320	25
26	−30,48	140,65	+ 8,34	17,33	+180	+325	−54	− 12	+1280	+ 110	−1370	26
27	−22,68	154,02	+ 6,40	16,09	+216	+361	−44	− 50	+ 780	+ 260	− 690	27
28	−14,08	168,19	+ 4,85	13,79	+251	+396	−36	− 75	+1140	+ 190	− 150	28
29	− 3,66	184,18	+ 3,45	10,90	+291	+436	−28	− 71	+ 670	+ 200	+ 330	29
30	+ 7,64	201,05	+ 2,48	8,67	+303	+448	−19	− 46	+ 40	+ 240	+ 810	30
31	+19,24	218,22	+ 2,12	7,77	+300	+445	− 8	− 12	− 190	+ 290	+1090	31

findet sich in allen diesen Tabellen die Nummer der zugehörigen Bewegungsphase angegeben, damit man das Resultat leicht auf den gesammten, durch die Tafeln X, XI und XII des I. Theiles dargestellten Bewegungsvorgang beziehen kann. Die Angabe der Nummer ist wie früher bis auf eine Decimalstelle gemacht, was

Digitized by Google

Bewegung des linken Fussschwerpunktes beim III. Versuch (mit Belastung).

Tabelle 6.

Nr.	Coordinaten in cm				Geschwindigkeiten in cm sec^{-1}				Beschleunigungen in cm sec^{-2}			Nr.
	x_7 relativ	x_7 absolut	y_7	z_7	Gangrichtung relativ	Gangrichtung absolut	Seitenrichtung	Verticale Richtung	Gangrichtung	Seitenrichtung	Verticale Richtung	
1	+ 9,95	41,83	— 8,57	5,59	—145	0	+ 3	— 1	0	+ 20	0	1
2	+ 4,36	41,81	— 8,47	5,58	—145	0	+ 3	— 1	0	+ 30	0	2
3	— 1,24	41,78	— 8,32	5,57	—145	0	+ 5	— 1	0	+ 50	0	3
4	— 6,85	41,74	— 8,18	5,54	—145	0	+ 6	— 1	0	+ 60	0	4
5	—12,54	41,62	— 7,98	5,48	—145	0	+ 8	— 1	0	+ 60	0	5
6	—18,19	41,54	— 7,70	5,37	—145	0	+ 9	— 4	0	— 40	— 260	6
7	—23,99	41,31	— 7,42	5,12	—139	+ 6	0	— 7	+ 220	— 410	+ 110	7
8	—29,11	41,76	— 7,57	5,19	—130	+ 15	— 8	+ 7	+ 260	— 20	+ 510	8
9	—33,67	42,77	— 7,75	6,26	—117	+ 28	+ 8	+ 34	+ 440	+ 480	+ 810	9
10	—37,94	44,07	— 7,37	8,11	— 90	+ 55	+ 8	+ 76	+1370	— 270	+1620	10
11	—39,72	47,86	— 7,23	11,65	+ 7	+152	— 2	+132	+3380	— 260	+1050	11
12	—37,12	56,03	— 7,27	15,60	+121	+266	+11	+ 60	+2590	+1320	—2440	12
13	—30,97	67,75	— 6,23	16,71	+197	+342	+40	0	+1280	+ 250	—1370	13
14	—22,83	81,46	— 4,76	15,89	+234	+379	+33	— 41	+ 720	— 490	— 840	14
15	—13,22	96,64	— 3,89	13,74	+265	+410	+ 6	— 65	+ 930	— 830	— 140	15
16	— 2,57	112,86	— 4,23	11,28	+290	+435	—18	— 59	+ 400	— 420	+ 340	16
17	+ 8,76	129,76	— 5,10	9,55	+294	+439	—28	— 34	— 240	— 270	+ 800	17
18	+19,66	146,23	— 6,29	8,93	+273	+418	—41	+ 6	— 830	— 480	+1530	18
19	+29,70	161,84	— 8,10	10,15	+217	+362	—79	+ 59	—2500	—1620	+ 700	19
20	+35,76	173,47	—10,70	12,25	+ 86	+231	—32	+ 25	—3740	+1440	—2700	20
21	+36,57	179,85	—11,02	11,50	— 49	+ 96	+ 3	— 48	—2830	+ 630	—1130	21
22	+34,14	182,99	—10,70	9,29	—103	+ 42	+16	— 60	+ 590	+ 160	+ 170	22
23	+30,37	184,79	—10,11	7,32	— 99	+ 46	+12	— 40	—1210	— 210	+ 830	23
24	+25,85	185,84	— 9,89	6,37	—140	+ 5	— 5	— 11	— 530	— 870	+ 690	24
25	+20,07	185,63	—10,11	6,18	—145	0	0	+ 2	0	+ 120	+ 70	25
26	+14,40	185,53	—10,09	6,29	—145	0	+ 1	+ 3	0	+ 10	0	26
27	+ 8,80	185,50	—10,08	6,40	—145	0	+ 1	+ 3	0	— 10	0	27
28	+ 3,22	185,49	—10,07	6,52	—145	0	+ 1	+ 3	0	0	0	28
29	— 2,35	185,49	—10,06	6,62	—145	0	+ 1	+ 3	0	0	0	29
30	— 7,95	185,46	—10,05	6,72	—145	0	+ 1	+ 3	0	0	0	30
31	—13,45	185,53	—10,03	6,78	—145	0	+ 1	+ 3	0	0	0	31

nichts anderes heissen soll, als dass man sich zwischen je zwei aufeinander folgende der 31 Bewegungsphasen 9 andere in gleichen Zeitintervallen eingeschoben und mit fortlaufender Numerirung von 1 bis 9 versehen zu denken hat. Die erste Decimalstelle gibt dann die Nummer der in Frage kommenden Zwischenphase an.

Digitized by Google

Maxima für die Bewegung des rechten Fussschwerpunktes beim I. Versuch.

Tabelle 7.

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relativer Coordinatenwerth in cm	Absoluter Coordinatenwerth in cm	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relative Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Absolute Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Beschleunigung in cm sec^{-2}
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,297	8,8	+40,76	126,74	0,155	5,0	+318	+475	0,098	3,6	+ 760
				0,347	10,1	− 52	+105	0,336	9,8	+1530
								0,460—0,728	13,0—20,0	0
								0,923	25,1	+3490
								1,076	29,1	+1200
Hintere Maxima.										
0,922	25,1	−40,72	143,55	0,320	9,4	− 75	+ 82	0,067	2,8	+ 430
				0,460—0,728	13,0—20,0	−157	0	0,298	8,8	−8100
								0,370	10,9	−2320
								0,460—0,728	13,0—20,0	0
								1,031	27,9	+ 610
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (rechte) Maxima.										
0,290	8,6	—	+7,96	0,239	7,2	—	+ 25	0,205	6,4	+1450
0,501	14,1	—	+6,10	0,463	13,1	—	+ 1	0,373	10,7	+ 430
0,845	23,1	—	+6,17	0,813	22,2	—	+ 6	0,790	21,6	+ 100
				0,920	25,0	—	− 2	0,900	24,5	+ 370
								1,076	29,1	+ 260
Innere (linke) Maxima.										
0,192	6,0	—	+6,31	0,135	4,5	—	− 8	0,290	8,6	−1290
0,433	12,3	—	+6,04	0,333	9,7	—	− 25	0,505	14,2	− 50
0,734	20,2	—	+5,82	0,620	17,2	—	− 1	0,845	23,1	− 540
1,074	29,0	—	+4,52	0,877	23,9	—	− 7	0,955	25,9	− 340
				0,998	27,0	—	− 14			
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,289	8,5	—	13,26	0,250	7,5	—	+ 72	0,203	6,3	+1420
0,983	26,7	—	17,12	0,470—0,700	13,3—19,3	—	+ 2	0,370	10,7	+1370
				0,925	25,1	—	+100	0,902	24,5	+1300
Untere Maxima (Minima).										
0,184	5,8	—	8,74	0,090	3,4	—	− 72	0,287	8,5	−3170
0,460	13,0	—	6,68	0,337	9,8	—	− 77	0,470—0,700	13,3—19,3	0
				0,470—0,700	13,3—19,3	—	+ 2	0,954	25,9	−2130
				1,083	29,3	—	− 63			

Digitized by Google

Maxima für die Bewegung des linken Fussschwerpunktes beim I. Versuch.

Tabelle 8.

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relativer Coordinatenwerth in cm	Absoluter Coordinatenwerth in cm	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relative Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Absolute Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Beschleunigung in cm sec^{-2}
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,795	21,7	+39,77	204,08	0,667	18,4	+320	+477	0—0,230	0—7,0	0
				0,867	23,6	— 70	+ 87	0,442	12,5	+3080
								0,637	17,6	+ 780
								0,846	23,1	+1300
								0,955—1,15	25,9—31	0
Hintere Maxima.										
0,426	12,1	—40,66	65,64	0—0,230	0—7,0	—157	0	0—0,230	0—7,0	0
				0,833	22,7	— 96	+ 61	0,606	16,8	+ 220
				0,955—1,15	25,9—31	—157	0	0,777	21,3	—4420
								0,891	24,3	—3990
								0,955—1,15	25,9—31	0
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (linke) Maxima.										
0,040	2,0	—	—6,23	0,327	9,5	—	— 12	0,284	8,4	— 270
0,475	13,4	—	—7,76	0,449	12,7	—	— 14	0,423	12,0	— 720
0,795	21,7	—	—9,12	0,748	20,5	—	— 29	0,727	20,0	— 380
				0,943	25,6	—	— 4	0,890	24,2	— 310
Innere (rechte) Maxima.										
0,243	7,3	—	—6,09	0,150	4,9	—	+ 1	0,368	10,6	+ 270
0,630	17,4	—	—6,56	0,399	11,4	—	— 2	0,471	13,3	+1080
0,916	24,9	—	—7,62	0,533	14,9	—	+ 12	0,794	21,7	+1720
				0,833	22,7	—	+ 18	0,970	26,3	+ 60
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,495	13,9	—	17,64	0—0,150	0—4,9	—	+ 1	0,410	11,7	+2560
0,785	21,5	—	13,05	0,430	12,2	—	+129	0,701	19,3	+1720
				0,748	20,5	—	+ 73	0,871	23,7	+1500
				0,980—1,15	26,6—31	—	+ 2			
Untere Maxima (Minima).										
0,686	18,9	—	8,52	0—0,150	0—4,9	—	+ 1	0—0,150	0—4,9	0
0,956	26,0	—	6,25	0,588	16,3	—	— 73	0,469	13,2	—2530
				0,832	22,7	—	— 80	0,783	21,4	—4400
				0,980—1,15	26,6—31	—	+ 2	0,980—1,15	26,6—31	0

Digitized by Google

Maxima für die Bewegung des rechten Fussschwerpunktes beim II. Versuch.

Tabelle 9.

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relativer Coordinatenwerth in cm	Absoluter Coordinatenwerth in cm	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relative Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Absolute Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Beschleunigung in cm sec^{-2}
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,351	10,2	+39,04	138,89	0,208	6,4	+308	+466	0,148	4,9	+ 780
				0,396	11,3	− 61	+ 97	0,388	11,1	+2410
								0,511—0,767	14,3—21,0	0
								0,962	26,1	+3570
								1,108	29,9	+2120
Hintere Maxima.										
0,958	26,0	39,61	156,39	0,382	11,0	− 79	+ 79	0,123	4,2	+ 580
				0,511—0,767	14,3—21,0	−158	0	0,325	9,5	−5260
								0,419	11,9	−1610
								0,511—0,767	14,3—21,0	0
								1,075	29,1	+ 800
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (rechte) Maxima.										
0,343	10,0	—	+8,16	0,182	5,8	—	+ 8	0,133	4,5	+ 270
0,882	24,0	—	+5,31	0,293	8,7	—	+ 21	0,263	7,9	+ 820
				0,535	15,0	—	0	0,401	11,5	+3510
				0,854	23,3	—	+ 6	0,828	22,6	+ 170
				0,973	26,4	—	+ 6	0,937	25,4	+ 260
								1,082	29,2	+ 80
Innere (linke) Maxima.										
0,133	4,5	—	+6,03	0,051	2,3	—	− 10	0,212	6,5	− 110
0,797	21,8	—	+5,05	0,234	7,1	—	+ 5	0,349	10,1	−3180
0,930	25,3	—	+5,21	0,381	10,9	—	− 56	0,575	16,0	− 30
				0,700	19,3	—	− 1	0,878	23,9	− 490
				0,905	24,6	—	− 3	0,997	27,0	− 160
				1,023	27,7	—	+ 2			
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,057	2,5	—	16,86	0,304	8,9	—	+ 66	0,260	7,8	+1650
0,342	9,9	—	12,59	0,515—0,670	14,4—18,5	—	+ 3	0,438	12,4	+1020
1,026	27,8	—	17,13	0,959	26,0	—	+ 89	0,915	24,9	+ 920
Untere Maxima (Minima).										
0,248	7,5	—	8,38	0,154	5,0	—	− 63	0,337	9,8	−4200
0,505	14,2	—	6,50	0,388	11,1	—	− 63	0,515—0,670	14,4—18,5	0
				0,515—0,670	14,4—18,5	—	+ 3	1,002	27,1	−1800

Digitized by Google

Maxima für die Bewegung des linken Fussschwerpunktes beim II. Versuch.

Tabelle 10.

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relativer Coordinatenwerth in cm	Absoluter Coordinatenwerth in cm	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relative Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Absolute Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Beschleunigung in cm sec^{-2}
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,834	22,8	+39,84	144,85	0,699	19,2	+337	+495	0—0,287	0—8,5	0
				0,889	24,2	− 63	+ 95	0,493	13,9	+3280
								0,652	18,0	+1110
								0,874	23,8	+1410
								0,997—1,15	27,0—31	0
Hintere Maxima.										
0,474	13,4	−40,47	78,81	0—0,287	0—8,5	−158	0	0—0,287	0—8,5	0
				0,858	23,4	− 88	+ 70	0,599	16,6	+ 710
				0,997—1,15	27,0—31	−158	0	0,832	22,7	−7320
								0,915	24,9	−2540
								0,997—1,15	27,0—31	0
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (linke) Maxima.										
0,521	14,6	—	−7,68	0,386	11,1	—	− 10	0,343	10,0	− 170
0,822	22,4	—	−8,01	0,483	13,6	—	− 20	0,463	13,1	−1070
				0,779	21,3	—	− 13	0,619	17,1	− 280
				0,979	26,5	—	− 4	0,915	24,9	− 650
Innere (rechte) Maxima.										
0,272	8,1	—	−5,88	0,210	6,5	—	+ 1	0,100	3,6	+ 30
0,651	18,0	—	−6,58	0,441	12,5	—	− 3	0,423	12,0	+ 280
0,944	25,6	—	−5,51	0,578	16,1	—	+ 13	0,516	14,5	+1100
				0,863	23,5	—	+ 31	0,829	22,6	+1710
								1,015	27,5	+ 50
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,546	15,3	—	17,38	0—0,200	0—6,2	—	+ 2	0,447	12,7	+1890
0,830	22,7	—	12,65	0,478	13,5	—	+121	0,739	20,3	+1850
				0,794	21,7	—	+ 96	0,903	24,6	+1430
				1,020—1,15	27,6—31	—	− 1			
Untere Maxima (Minima).										
0,728	20,0	—	8,33	0—0,200	0—6,2	—	+ 2	0—0,200	0—6,2	0
				0,631	17,5	—	− 76	0,533	14,9	−2480
				0,869	23,7	—	− 80	0,827	22,6	−4750
				1,020—1,15	27,6—31	—	− 1	1,020—1,15	27,6—31	0

Digitized by Google

Maxima für die Bewegung des rechten Fussschwerpunktes beim III. Versuch (mit Belastung).

Tabelle 11.

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relativer Coordinatenwerth in cm	Absoluter Coordinatenwerth in cm	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relative Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Absolute Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Beschleunigung in cm sec^{-2}
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,255	7,7	+37,30	106,22	0,117	4,1	+319	+464	0,077	3,0	+ 620
				0,303	8,9	− 58	+ 87	0,290	8,6	+1170
				1,114	30,1	+303	+448	0,402—0,690	11,5—19,0	0
								0,888	24,2	+2900
								1,045	28,3	+1230
Hintere Maxima.										
0,879	23,9	−38,39	121,21	0,277	8,2	− 75	+ 70	0,053	2,4	+ 470
				0,402—0,690	11,5—19,0	−145	0	0,261	7,8	−6800
								0,338	9,8	−2090
								0,402—0,690	11,5—19,0	0
								0,989	26,8	+ 780
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (rechte) Maxima.										
0,265	7,9	—	+13,46	0,180	5,7	—	+ 53	0,161	5,2	+ 510
0,797	21,8	—	+12,61	0,773	21,2	—	+ 5	0,297	8,8	+ 720
								0,742	20,4	+ 90
								0,852	23,2	− 230
								0,984	26,7	+ 270
Innere (linke) Maxima.										
0,660	18,2	—	+12,27	0,288	8,5	—	− 17	0,258	7,7	−1160
				0,953	25,9	—	− 54	0,550	15,4	+ 10
								0,797	21,8	− 790
								0,935	25,4	− 550
								1,043	28,2	+ 180
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,238	7,2	—	12,06	0,200	6,2	—	+ 82	0,177	5,6	+1990
0,950	25,8	—	17,39	0,420—0,620	12,0—17,2	—	+ 2	0,344	10,0	+1450
				0,887	24,2	—	+107	0,857	23,4	+1270
Untere Maxima (Minima).										
0,146	4,8	—	8,09	0,055	2,4	—	− 67	0,221	6,8	−3000
0,395	11,3	—	5,97	0,298	8,8	—	− 67	0,420—0,620	12,0—17,2	0
				0,420—0,620	12,0—17,2	—	+ 2	0,917	24,9	−2350
				1,046	28,3	—	− 77			

Digitized by Google

Maxima für die Bewegung des linken Fussschwerpunktes beim III. Versuch (mit Belastung).

Tabelle 12.

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relativer Coordinatenwerth in cm	Absoluter Coordinatenwerth in cm	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Relative Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Absolute Geschwindigkeit in cm sec^{-1}	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Beschleunigung in cm sec^{-2}
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,751	20,6	+36,77	177,82	0,601	16,7	+296	+441	o—0,192	o—6,0	0
				0,827	22,6	− 88	+ 57	0,386	11,1	+ 3400
								0,531	14,9	+ 970
								0,811	22,2	+ 1180
								0,901—1,15	24,5—31	0
Hintere Maxima.										
0,381	10,9	−39,73	47,52	o—0,192	o—6,0	−145	0	o—0,192	o—6,0	0
				0,800	21,9	−104	+ 41	0,500	14,1	+ 720
				0,901—1,15	24,5—31	−145	0	0,727	20,0	− 3740
								0,851	23,2	− 1390
								0,901—1,15	24,5—31	0
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (linke) Maxima.										
0,298	8,8	—	− 7,77	0,270	8,0	—	− 8	0,224	6,8	− 420
0,413	11,8	—	− 7,29	0,397	11,4	—	− 4	0,365	10,5	− 340
0,762	20,9	—	−11,03	0,700	19,3	—	− 86	0,530	14,8	− 850
0,919	25,0	—	−10,11	0,892	24,3	—	− 12	0,687	18,9	− 1640
								0,879	23,9	− 890
								0,997	27,0	− 10
								1,030—1,15	27,9—31	0
Innere (rechte) Maxima.										
0,230	7,0	—	− 7,42	0,186	5,9	—	+ 9	0,135	4,5	+ 60
0,374	10,8	—	− 7,22	0,323	9,4	—	+ 11	0,297	8,8	+ 950
0,544	15,2	—	− 3,87	0,470	13,3	—	+ 40	0,428	12,2	+ 1400
0,873	23,8	—	− 9,87	0,820	22,4	—	+ 17	0,616	17,1	− 260
				0,965	26,2	—	+ 1	0,712	19,6	ca. + 20000
								0,902	24,5	+ 1100
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,460	13,0	—	16,71	o—0,170	o—5,4	—	+ 1	o—0,170	o—5,4	0
0,738	20,3	—	12,34	0,388	11,1	—	+133	0,362	10,4	+ 1970
				0,702	19,3	—	+ 63	0,667	18,4	+ 1890
				0,940—1,15	25,5—31	—	+ 3	0,858	23,4	+ 940
Untere Maxima (Minima).										
0,249	7,5	—	5,09	o—0,170	o—5,4	—	+ 1	0,202	6,3	− 330
0,648	17,9	—	8,92	0,223	6,8	—	− 9	0,409	11,7	− 2690
0,908	24,7	—	6,16	0,547	15,3	—	− 66	0,732	20,1	− 3020
				0,798	21,8	—	− 61	0,940—1,15	25,5—31	0
				0,940—1,15	25,5—31	—	+ 3			

Digitized by Google

Auf den drei Tafeln I, II und III hat man nun die ganze Kinematik des Fussschwerpunktes klar vor Augen. Man hat sich nur die Bedeutung der einzelnen Curven zu vergegenwärtigen, um mit einem Schlage einen Ueberblick über die Ortsänderungen, sowie die Grössen und Veränderungen der Geschwindigkeiten und Beschleunigungen beider Fussschwerpunkte für den ganzen Verlauf eines Doppelschrittes zu gewinnen. Es ist dabei jedoch zu beachten, dass die zur Gangrichtung gehörenden Weg- und Geschwindigkeitscurven sich zunächst auf die relative Bewegung innerhalb des in der Gangrichtung mit der mittleren Ganggeschwindigkeit gleichmässig fortschreitenden Coordinatensystems beziehen. Man kann aber aus den Geschwindigkeitscurven auch sofort das Verhalten der absoluten Geschwindigkeiten erkennen, wenn man sich in den linken Feldern der drei Tafeln die zur Geschwindigkeitscurve gehörende Abscissenlinie um eine Strecke nach unten verschoben denkt, welche der mittleren Ganggeschwindigkeit entspricht. Der Ort dieser zu den absoluten Geschwindigkeiten gehörenden Abscissenlinie ist in den Tafeln mit angegeben worden. Für die Beschleunigungscurven ist eine derartige Verschiebung der Abscissenlinie nicht erforderlich, da ja die absolute Beschleunigung von der relativen nicht verschieden ist.

Endlich soll noch hervorgehoben werden, dass nicht nur die zum linken Fussschwerpunkt gehörenden Diagramme, sondern auch die verticalen Geraden, welche die speciell für den linken Fuss charakteristischen Momente markiren, durch rothe Farbe von den zum rechten Fuss gehörenden Diagrammen und Verticalen unterschieden sind. Wie früher (Theil II) möge R den Moment bedeuten, in welchem der rechte Fuss sich auf den Boden aufsetzt, und S_r den Moment, in welchem er sich wieder vom Boden ablöst, um seine Schwingung nach vorn zu beginnen. Die durch A_r und E_r bezeichneten Momente beziehen sich auf den Anfang und das Ende der Periode des Aufstehens des rechten Fusses mit der ganzen Sohle. Die entsprechenden Momente für den linken Fuss sind bezüglich durch L, S_l, A_l und E_l bezeichnet. Die Zeiten, in welchen alle diese für den ganzen Bewegungsvorgang charakteristischen Momente eintreten, finden sich in Tabelle 9 auf Seite 82 des II. Theiles angegeben.

Ein genaues Eingehen auf alle Einzelheiten des Bewegungsgesetzes der Fussschwerpunkte, die sich aus den Diagrammen

Digitized by Google

auf den Tafeln I, II und III ablesen lassen, würde viel zu weit führen. Es ist aber auch gar nicht nöthig, da für den, welcher sich in das Studium der zahlreichen Curven vertieft, die letzteren von selbst reden. Es soll daher hier nur das Wesentlichste aus dem Bewegungsgesetz hervorgehoben werden.

Zunächst geht aus allen drei Tafeln das bemerkenswerthe Resultat hervor, dass ein jeder Fussschwerpunkt in dem Moment, in welchem sich sein Fuss vom Boden ablöst, um nach vorn zu schwingen, gerade die relative Geschwindigkeit Null in der Gangrichtung besitzt, d. h. also er hat bis dahin schon infolge des vorausgegangenen Abwickelns des Fusses die mittlere Ganggeschwindigkeit gegen den Fussboden erlangt. Während der Periode des Schwingens nimmt nun die Geschwindigkeit in der Gangrichtung sehr rasch zu, bis sie im Anfang der zweiten Hälfte dieser Periode ihr Maximum erreicht hat. Dieses Maximum beträgt für die relative Bewegung ungefähr das Doppelte, für die absolute Bewegung daher das Dreifache der mittleren Ganggeschwindigkeit; bei seinem Eintritt hat der Mittelpunkt des Fussgelenkes schon das Hüftgelenk nach vorn überholt. Die Zunahme der Geschwindigkeit in der Gangrichtung bis zum Maximum findet natürlich nicht gleichmässig statt. Die Beschleunigung ist im Moment des Ablösens des Fusses vom Boden am grössten, sie nimmt dann sehr rasch ab, nach einiger Zeit wieder um ein geringes zu, vermindert sich aber bald darauf wieder und sinkt herab auf Null. Dieser Moment fällt natürlich mit dem Maximum der Geschwindigkeit in der Gangrichtung zusammen. Im weiteren Verlaufe des Schwingens ist nun die Beschleunigung nach rückwärts gerichtet, d. h. sie ist in Verzögerung übergegangen. Infolgedessen nimmt nunmehr die Geschwindigkeit ab und zwar in der absoluten Bewegung beim rechten Fuss bis ca. auf die Hälfte, beim linken Fuss unseres Individuums dagegen bis unter die Hälfte der mittleren Ganggeschwindigkeit. Dieses Geschwindigkeitsminimum tritt bemerkenswerther Weise noch ein, bevor der Fuss sich mit der Hacke auf den Boden aufsetzt. Nur beim III. Versuch, wo das Individuum mit dem vollen Militärgepäck belastet war, fällt das Geschwindigkeitsminimum für den linken Fuss mit dem Aufsetzen desselben zusammen. Darauf nimmt noch einmal die Geschwindigkeit in der Gangrichtung ein wenig zu und erreicht beim rechten Fuss in allen drei Versuchen im Moment des Aufsetzens, beim

Digitized by Google

linken dagegen erst nach dem Aufsetzen auf den Boden ein zweites Maximum, welches aber viel niedriger ist als das mitten in die Periode des Schwingens fallende. Dem Verhalten der Geschwindigkeit entsprechend nimmt die nach rückwärts gerichtete Beschleunigung zuerst beträchtlich an Grösse zu und vermindert sich dann wieder bis zum Werthe Null. Das letztere tritt natürlich in demselben Augenblicke ein, in dem die Geschwindigkeit das erwähnte Minimum erreicht hat. Darauf hin wird dann die Beschleunigung wieder positiv, erreicht aber bald ein Maximum und geht dann wieder zurück auf Null, während die Geschwindigkeit ihr zweites kleineres Maximum erreicht.

In der nun folgenden Periode des Aufstehens des Fusses verringert sich die absolute Geschwindigkeit bis auf Null, während der Fuss sich um die Hacke dreht. Dieser stetigen Abnahme der Geschwindigkeit entspricht eine nach rückwärts gerichtete Beschleunigung, welche zuerst an absoluter Grösse zunimmt, sehr bald einen Maximalwerth annimmt und wieder auf Null zurückgeht. In dem Moment, in welchem der Fuss sich mit der ganzen Sohle auf den Boden aufsetzt, hat sowohl die Geschwindigkeit als auch die Beschleunigung den Werth Null erreicht. Dieser Zustand dauert nun während der ganzen Periode des Aufstehens mit ganzer Sohle an. Sobald aber der Fuss beginnt, sich durch Drehung um einen allmählich nach vorn rückenden Punkt des Ballens vom Boden abzuwickeln, stellt sich wieder eine nach vorn gerichtete Beschleunigung ein, die fortwährend bis zum Moment des Ablösens des Fusses vom Boden zunimmt und erst, wie schon oben angeführt wurde, in diesem Moment einen Maximalwerth erreicht. Die Folge davon ist, dass der Fussschwerpunkt sich mit wachsender absoluter Geschwindigkeit nach vorn bewegt. Zu Beginn der Schwingung hat die absolute Geschwindigkeit gerade den Werth der mittleren Ganggeschwindigkeit erreicht, wie schon oben angeführt worden ist.

Die bisherigen Betrachtungen berücksichtigten nur die Projection der Bewegung des Fussschwerpunktes auf die Gangrichtung. In der Projection auf die verticale Richtung gestaltet sich die Bewegung wesentlich anders. Nach dem Ablösen des Fusses vom Boden setzt der Fussschwerpunkt zunächst seine, schon während des Abwickelns nach oben gerichtete Bewegung fort. Da die Geschwindigkeit dieser Bewegung sich immer mehr verringert und

Digitized by Google

sehr bald den Werth Null annimmt, so erreicht der Schwerpunkt kurze Zeit nach dem Beginn der Schwingung seinen höchsten Punkt. Er senkt sich darauf wieder, und zwar zunächst mit wachsender und darauf mit abnehmender Geschwindigkeit, bis er kurz nach dem früher geschilderten Moment der grössten Geschwindigkeit in der Gangrichtung seinen tiefsten Punkt in seiner Bahn erreicht hat. Darauf entfernt er sich von Neuem vom Fussboden, erst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit, er erreicht aber lange nicht die zu Anfang der Schwingung erklommene Höhe, sondern nähert sich bald wieder dem Boden, bis der Fuss sich mit der Ferse aufstellt. Auch in der nun folgenden Periode des Aufstehens des Fusses sinkt er noch tiefer herunter nnd erreicht endlich seinen tiefsten Stand, wenn der Fuss mit ganzer Sohle den Boden berührt und damit für einige Zeit zur Ruhe gekommen ist. Die Geschwindigkeit dieser Abwärtsbewegung des Fussschwerpunktes ist nahezu im Moment des Aufsetzens mit der Ferse am grössten. Während dann der Fuss sich um die Ferse dreht, wird die abwärts gerichtete Geschwindigkeit immer kleiner, bis sie beim Aufstellen mit der ganzen Sohle den Wert Null angenommen hat. Die Beschleunigung ist zu Beginn der Schwingung Null. Dann wird sie, dem Verhalten der Geschwindigkeit entsprechend, negativ, d. h. sie ist nach unten gerichtet, nimmt anfänglich an absoluter Grösse zu, darauf wieder ab, geht durch Null hindurch und wird positiv, d. h. ist nach oben gerichtet, nimmt ebenfalls zunächst zu, dann wieder ab, wird wieder negativ und erreicht dabei sehr rasch eine bedeutende absolute Maximalgrösse, und nimmt endlich wieder ab, so dass sie noch vor dem Aufstellen des Fusses auf den Boden abermals den Werth Null, und im Moment des Aufsetzens einen positiven Werth erreicht hat. Auch im Anfang der nun folgenden Periode vergrössert sich die Beschleunigung des Fussschwerpunktes zunächst noch etwas, nimmt aber bald wieder ab und sinkt im Moment des Aufstellens des Fusses mit ganzer Sohle natürlich ebenfalls auf Null herab. Wenn dann später der Fuss sich vom Boden abwickelt, erhält der Schwerpunkt wieder eine nach oben gerichtete zunehmende Beschleunigung, die erst kurz vor dem abermaligen Beginn des Schwingens ihren Maximalwerth erreicht, dann aber sehr rasch sich wieder vermindert, so dass sie im Moment des Ablösens, wie schon oben

Digitized by Google

angeführt wurde, auf Null herabgesunken ist. Dementsprechend nimmt die Geschwindigkeit der Aufwärtsbewegung des Schwerpunktes in der Periode des Abwickelns vom Boden stetig zu und erreicht gerade zu Beginn der Schwingung ihren Maximalwerth.

Es bleibt schliesslich noch übrig, einen Blick auf das Verhalten der Bewegung in der Seitenrichtung zu werfen. Dass die zum rechten und linken Fussschwerpunkt gehörenden Wegcurven in den Mittelfeldern auf Tafel II weiter auseinanderliegen als auf Tafel I deutet darauf hin, dass beim I. Versuch die Füsse seitlich etwas weiter auseinandergesetzt worden sind als beim II. Versuch. Ueberhaupt sind die seitlichen Excursionen beim Gehen viel grösseren Schwankungen unterworfen als die in irgend einer andern Richtung. So findet man auch beim III. Versuch (Tafel III), wo das Versuchsindividuum das schwere Militärgepäck zu tragen hatte, infolge der Verlagerung des Gesammtschwerpunktes viel ausgiebigere seitliche Bewegungen der Füsse; die Beine sind viel breiter gestellt als beim Gehen ohne Gepäck. Im Uebrigen stellen sich aber bei allen drei Versuchen in übereinstimmender Weise gewisse Eigenthümlichkeiten der seitlichen Bewegung heraus. Es zeigt sich z. B., dass der Fussschwerpunkt in der Periode des Schwingens sich abwechselnd der Medianebene nähert und wieder von ihr entfernt, um sich zuletzt vor dem Aufstellen des Fusses wieder der Medianebene zuzuwenden. Während der Fuss sich darauf um die Hacke dreht, wird der Schwerpunkt noch mehr der Medianebene genähert, bis er mit dem Aufsetzen der ganzen Fusssohle auf den Boden zur Ruhe kommt. Während des Abwickelns des Fusses vom Boden geht er dann wieder etwas auswärts. Die beiden Füsse zeigen jedoch dabei kein genau symmetrisches Verhalten; es steht ausserdem von vornherein fest, dass die seitlichen Bewegungen am meisten individuellen Schwankungen unterworfen sind, so dass sie mehr wie die Bewegungen in den anderen Richtungen dem Gange eines Individuums sein charakteristisches Gepräge verleihen.

Die Geschwindigkeit der seitlichen Bewegung des Schwerpunktes besitzt im Moment des Aufsetzens eines Fusses ein nach Innen gerichtetes Maximum. Diesem geht am Ende der Periode des Schwingens ein nach Aussen gerichtetes Maximum voraus. Im Uebrigen besitzt der Fussschwerpunkt während der Schwingung gleich zu Anfang ein ebenfalls nach Aussen, und einige Zeit darauf

Digitized by Google

ein nach innen gerichtetes Geschwindigkeitsmaximum. Zwischen zwei auf einander folgenden Momenten grösster Geschwindigkeit in der einen und anderen Richtung ist natürlich der Schwerpunkt einen Augenblick ohne alle seitliche Geschwindigkeit.

Die Beschleunigung besitzt im Moment des Ablösens vom Boden, oder doch wenigstens sehr kurze Zeit vorher, ein nach Aussen gerichtetes Maximum. Ausserdem findet man im Verlauf der Periode des Schwingens noch ein Maximum, beim Gang mit Gepäck sogar noch zwei Maxima, der nach Aussen gerichteten Beschleunigung. Diesen stehen während des Schwingens zwei, oder beim Gang des Belasteten sogar drei, deutlich ausgeprägte Maxima der Beschleunigung in der Richtung auf die Medianebene des Körpers gegenüber. Zwischen zwei aufeinanderfolgenden Maximalstellen der Beschleunigung in verschiedener Richtung fallen natürlich immer Momente ohne alle seitliche Beschleunigung. Nachdem der Fuss sich auf den Boden aufgestellt hat, folgt noch einmal ein nach Aussen gerichtetes Beschleunigungsmaximum, bevor der Schwerpunkt zu Anfang der Periode des Aufstehens mit ganzer Fusssohle zur Ruhe kommt. Endlich zeigen die Diagramme in den Mittelfeldern der Tafeln I, II und III noch ein constantes Beschleunigungsmaximum in der Richtung nach Innen, welches beim rechten Fussschwerpunkt zeitlich mit dem Aufsetzen des linken Beins zusammenfällt, beim linken Fussschwerpunkt dagegen nur beim Versuch mit Belastung mit dem Moment des Aufsetzens des rechten Beins zusammentrifft, während es bei den beiden anderen Versuchen in die der Periode des Schwingens des linken Beines vorausgehende Periode des doppelten Aufstehens hineinfällt.

Digitized by Google

VI. Die Effectivkräfte und die linearen Bewegungsgrössen der beiden Füsse.

Aus den drei in die Gangrichtung, die Seitenrichtung und die verticale Richtung fallenden Componenten der Beschleunigung eines Fussschwerpunktes erhält man nun durch Multiplication mit der Masse des Fusses die entsprechenden Componenten der Effectivkraft des Fusses. Multiplicirt man dagegen die Componenten der Geschwindigkeit des Fussschwerpunktes mit der Masse des Fusses, so erhält man die Componenten einer Grösse, die man in der Mechanik als Quantität der Bewegung oder als lineare Bewegungsgrösse des Fusses bezeichnet. Wenn nun auch für die Bestimmung des resultirenden Drehungsmomentes der Muskeln zunächst nur die Effectivkräfte, resp. deren Componenten gebraucht werden, so verlangt doch die Lösung anderer Probleme aus der Mechanik des menschlichen Ganges, welche später in Angriff genommen werden sollen, auch die Kenntniss der linearen Bewegungsgrössen beider Füsse. Aus diesem Grunde sind auch die Componenten der letzteren an dieser Stelle mit berechnet, und die Resultate dieser Berechnung gemeinsam mit den Werthen der Componenten der Effectivkräfte für beide Füsse in die folgenden Tabellen 14 bis 19 niedergelegt worden. Endlich finden sich in diesen Tabellen auch noch die Werthe der Producte der Masse eines Fusses in die Coordinaten seines Schwerpunktes angegeben, da dieselben für den Zusammenhang eines jeden Fussschwerpunktes mit dem Gesammtschwerpunkt des menschlichen Körpers von Bedeutung sind.

Es ist für die weitere Untersuchung zweckmässig, Kräfte und Massen nicht im absoluten, sondern im terrestrischen Maasssystem auszudrücken, weil man in der Anatomie und Physiologie gewöhnt ist, die Kräfte durch Gewichte zu messen. Nimmt man als Krafteinheit das Gramm und, wie es schon in den früheren Tabellen geschehen ist, als Beschleunigungseinheit 1 cm sec^{-2}, so muss man nothwendigerweise als Masseneinheit die Masse eines Gewichtsstückes von 981,11 g verwenden. Denn einer solchen Masse ertheilt die Kraft von 981,11 g die Beschleunigung der Schwere, d. h. also die für Leipzig geltende Beschleunigung von

Digitized by Google

981,11 cm sec^{-2}. Eine Kraft von 1 g würde an ihr also gerade die Beschleunigungseinheit hervorgerufen. Daraus geht hervor, dass man die Maasszahl für die Masse eines Körpertheils in diesem Maasssystem erhält, wenn man die Maasszahl für das in Gramm ausgedrückte Gewicht desselben durch 981,11 dividirt. Würde man dagegen als Krafteinheit das Kilogramm einführen, so müsste auch die Masseneinheit 1000 mal so gross, und infolgedessen die Maasszahl für die Masse 1000 mal so klein genommen werden als bei der Krafteinheit von 1 Gramm. Das letztere ist im II. Theil bei der Bestimmung der Masse des ganzen Körpers gethan worden; daher findet man dort die äusseren Kräfte direct in Kilogramm ausgedrückt. Wollte man auch bei den einzelnen Körpertheilen an dem Kilogramme als Krafteinheit festhalten, so würden die Massenzahlen unbequem klein ausfallen; daher soll in Zukunft immer das Gramm als Krafteinheit verwendet werden. Es stellen sich dann durch Division der auf den Seiten 612 und 645 der Arbeit über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers[1]) angegebenen Gewichtszahlen mit 981,11 folgende Massenzahlen für die einzelnen Körpertheile des Versuchsindividuums heraus:

Tabelle 13.

Maasszahlen für die Massen der Körpertheile des Versuchsindividuums, wenn als Krafteinheit 1 Gramm und als Beschleunigungseinheit 1 cm sec^{-2} verwendet wird:

Rumpf (m_1)	25,54
rechter Oberschenkel (m_2)	6,93
linker Oberschenkel (m_3)	6,93
rechter Unterschenkel (m_4)	3,15
linker Unterschenkel (m_5)	3,15
rechter Fuss (m_6)	1,07
linker Fuss (m_7)	1,07
rechter Oberarm (m_8)	2,02
linker Oberarm (m_9)	2,02
rechter Unterarm + Hand (m_{10})	1,86$_5$
linker Unterarm + Hand (m_{11})	1,86$_5$
Kopf (m_{12})	4,22
Ganzer Körper (ohne Gepäck)	59,83
Gesammtes Militärgepäck[2])	23,72
Ganzer Körper + Gepäck	83,55

1) Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften Bd. XV, Nr. VII.

2) Vgl. auch den II. Theil der Untersuchung über den Gang des Menschen Seite 121.

Digitized by Google

Die Producte aus der Masse des rechten Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim I. Versuch.

Tabelle 14.

Nr.	$m_6 x_6$ relativ	$m_6 x_6$ absolut	$m_6 y_6$	$m_6 z_6$	$m_6 \frac{dx_6}{dt}$ relativ	$m_6 \frac{dx_6}{dt}$ absolut	$m_6 \frac{dy_6}{dt}$	$m_6 \frac{dz_6}{dt}$	$m_6 \frac{d^2x_6}{dt^2}$	$m_6 \frac{d^2y_6}{dt^2}$	$m_6 \frac{d^2z_6}{dt^2}$	Nr.
1	−36,80	5,20	+7,94	18,03	+209	+377	− 4	− 14	+2860	− 30	−1270	1
2	−27,83	20,62	+7,74	16,97	+279	+447	− 6	− 46	+ 950	− 20	− 810	2
3	−16,83	38,07	+7,47	14,63	+300	+468	− 7	− 73	+ 500	− 10	− 210	3
4	− 4,86	56,50	+7,22	11,96	+327	+495	− 7	− 68	+ 660	− 10	+ 490	4
5	+ 8,13	75,94	+6,94	10,00	+340	+508	− 7	− 34	+ 30	+ 30	+1100	5
6	+20,84	95,10	+6,75	9,44	+323	+491	0	+ 9	− 960	+500	+1490	6
7	+32,21	112,92	+7,22	10,73	+269	+437	+27	+ 63	−1850	+250	+1210	7
8	+41,07	128,23	+8,20	13,51	+169	+337	+21	+ 57	−3620	−950	−2040	8
9	+43,26	136,87	+8,27	13,59	− 65	+103	−20	− 52	−3640	−680	−2140	9
10	+40,46	140,52	+7,28	10,69	− 56	+112	−25	− 80	+ 320	+250	+ 480	10
11	+37,73	144,25	+6,71	8,25	−107	+ 61	−12	− 41	−3380	+540	+1200	11
12	+32,21	145,28	+6,47	7,27	−155	+ 13	− 1	− 9	− 630	+120	+ 400	12
13	+26,00	145,42	+6,49	7,15	−168	0	+ 1	0	− 20	+ 10	+ 30	13
14	+19,56	145,43	+6,53	7,17	−168	0	0	+ 2	0	− 40	0	14
15	+13,12	145,45	+6,48	7,20	−168	0	− 1	+ 2	0	− 30	0	15
16	+ 6,67	145,45	+6,43	7,24	−168	0	− 1	+ 2	0	− 20	0	16
17	+ 0,22	145,46	+6,39	7,29	−168	0	− 1	+ 2	0	− 10	0	17
18	− 6,22	145,47	+6,32	7,33	−168	0	− 1	+ 2	0	+ 10	0	18
19	−12,65	145,49	+6,27	7,36	−168	0	− 1	+ 2	0	+ 30	0	19
20	−19,07	145,50	+6,23	7,42	−168	0	0	+ 3	0	+ 50	+ 50	20
21	−25,22	145,82	+6,25	7,67	−161	+ 7	+ 2	+ 7	+ 260	+ 70	+ 150	21
22	−31,08	146,41	+6,40	8,28	−150	+ 18	+ 6	+ 18	+ 330	+ 70	+ 300	22
23	−36,54	147,40	+6,60	9,27	−134	+ 34	+ 1	+ 34	+ 510	−570	+ 500	23
24	−41,03	149,36	+6,42	11,27	−105	+ 63	− 7	+ 62	+1230	+120	+1000	24
25	−43,55	153,30	+6,28	14,16	− 9	+159	− 2	+105	+3690	0	+ 740	25
26	−41,28	162,02	+6,07	17,61	+116	+284	− 9	+ 57	+2720	−350	−2260	26
27	−35,43	174,32	+5,53	18,07	+202	+370	−15	− 18	+1590	− 10	−1360	27
28	−26,45	189,75	+5,01	16,63	+240	+408	−10	− 52	+ 660	+210	− 700	28
29	−16,88	205,77	+4,84	14,28	+276	+444	0	− 66	+1250	+270	− 140	29
30	− 5,41	223,69	+5,00	11,66	+309	+477	+10	− 62	+ 370	+220	+ 390	30
31	+ 6,26	241,82	+5,50	9,64	+317	+485	+15	− 39	+ 20	+ 70	+ 850	31

Multiplicirt man also beispielsweise die Massenzahl m_6 oder m_7 eines Fusses mit der Beschleunigung seines Schwerpunktes oder einer Componente desselben, so erhält man demnach die

Digitized by Google

Die Producte aus der Masse des linken Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim I. Versuch.

Tabelle 15.

Nr.	$m_7 x_7$ relativ	$m_7 x_7$ absolut	$m_7 y_7$	$m_7 z_7$	$m_7 \frac{dx_7}{dt}$ relativ	$m_7 \frac{dx_7}{dt}$ absolut	$m_7 \frac{dy_7}{dt}$	$m_7 \frac{dz_7}{dt}$	$m_7 \frac{d^2x_7}{dt^2}$	$m_7 \frac{d^2y_7}{dt^2}$	$m_7 \frac{d^2z_7}{dt^2}$	Nr.
1	+18,85	60,85	−6,64	6,53	−168	0	− 1	+ 1	0	+ 30	0	1
2	+12,48	60,93	−6,67	6,54	−168	0	0	+ 1	0	+ 20	0	2
3	+ 6,01	60,92	−6,64	6,56	−168	0	0	+ 1	0	+ 10	0	3
4	− 0,39	60,97	−6,63	6,58	−168	0	+ 1	+ 1	0	+ 10	0	4
5	− 6,83	60,98	−6,61	6,59	−168	0	+ 1	+ 2	0	0	+ 10	5
6	−13,28	60,98	−6,56	6,60	−168	0	+ 1	+ 3	0	− 20	+ 10	6
7	−19,72	60,99	−6,53	6,63	−168	0	0	+ 4	0	− 40	+ 30	7
8	−26,12	61,04	−6,53	6,79	−161	+ 7	− 3	+ 6	+ 240	−190	+ 120	8
9	−32,05	61,57	−6,81	7,22	−149	+ 19	−12	+ 16	+ 370	−150	+ 280	9
10	−37,47	62,60	−7,28	8,13	−128	+ 40	−12	+ 33	+ 760	+150	+ 580	10
11	−41,87	64,65	−7,58	9,84	− 83	+ 85	− 3	+ 66	+1470	+180	+1220	11
12	−44,55	68,42	−7,71	13,27	− 12	+156	− 7	+135	+2610	−760	+ 850	12
13	−42,30	77,13	−8,23	17,55	+ 96	+264	−13	+ 87	+3070	+320	−2600	13
14	−36,62	89,26	−8,11	18,86	+200	+368	+ 9	− 3	+2180	+290	−1810	14
15	−26,65	105,67	−7,66	17,47	+267	+435	+12	− 56	+1330	− 20	− 830	15
16	−16,16	122,62	−7,25	15,01	+304	+472	+ 9	− 76	+ 520	−140	− 170	16
17	− 4,80	140,43	−7,04	12,14	+316	+484	+ 3	− 72	+ 270	−170	+ 360	17
18	+ 7,21	158,90	−7,09	9,90	+338	+506	− 4	− 43	+ 590	−200	+ 950	18
19	+20,21	178,35	−7,40	9,14	+335	+503	−14	+ 6	− 630	−280	+1780	19
20	+32,17	196,86	−8,06	10,51	+275	+443	−27	+ 68	−2490	−400	+ 960	20
21	+40,52	211,56	−9,20	13,32	+137	+305	−28	+ 60	−4630	+330	−1770	21
22	+42,33	219,82	−9,68	13,16	− 42	+126	+13	− 63	−3860	+640	−1800	22
23	+38,99	222,93	−8,99	10,00	− 97	+ 71	+18	− 81	+1250	−100	+ 590	23
24	+35,80	226,20	−8,43	7,86	− 87	+ 81	+10	− 36	−1830	−320	+1170	24
25	+30,66	227,50	−8,16	6,85	−161	+ 7	− 1	− 9	− 460	−210	+ 320	25
26	+24,22	227,52	−8,27	6,70	−168	0	− 4	0	0	+ 40	+ 40	26
27	+17,79	227,55	−8,32	6,76	−168	0	− 2	+ 2	0	+ 40	0	27
28	+11,36	227,57	−8,34	6,83	−168	0	− 1	+ 2	0	+ 20	0	28
29	+ 4,93	227,59	−8,35	6,89	−168	0	0	+ 2	0	+ 10	0	29
30	− 1,50	227,61	−8,36	6,96	−168	0	0	+ 2	0	+ 10	0	30
31	− 7,92	227,64	−8,37	7,03	−168	0	0	+ 2	0	0	0	31

Effectivkraft resp. die entsprechende Componente der Effectivkraft des Fusses in Gramm ausgedrückt.

In den Tabellen 14 bis 19 (S. 542—547) sind nun die Resultate

Digitized by Google

Die Producte aus der Masse des rechten Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim II. Versuch.

Tabelle 16.

Nr.	$m_6 x_6$ relativ	$m_6 x_6$ absolut	$m_6 y_6$	$m_6 z_6$	$m_6 \frac{dx_6}{dt}$ relativ	$m_6 \frac{dx_6}{dt}$ absolut	$m_6 \frac{dy_6}{dt}$	$m_6 \frac{dz_6}{dt}$	$m_6 \frac{d^2x_6}{dt^2}$	$m_6 \frac{d^2y_6}{dt^2}$	$m_6 \frac{d^2z_6}{dt^2}$	Nr.
1	−42,39	4,76	+7,50	15,22	+ 49	+218	− 9	+100	+2620	− 60	−2020	1
2	−38,90	14,85	+7,13	17,76	+146	+315	−11	+ 31	+2450	− 30	−1630	2
3	−31,92	28,42	+6,72	17,71	+239	+408	−10	− 28	+1890	+ 60	−1130	3
4	−21,89	44,94	+6,47	15,81	+282	+452	− 5	− 61	+ 660	+ 260	− 620	4
5	−11,44	61,89	+6,48	13,41	+311	+480	+ 5	− 67	+ 800	+ 240	− 10	5
6	+ 0,83	80,66	+6,76	10,91	+328	+497	+ 9	− 59	+ 190	− 60	+ 590	6
7	+14,30	100,61	+7,04	9,26	+325	+494	+ 5	− 28	− 460	− 40	+1290	7
8	+25,20	118,01	+7,39	9,38	+297	+467	+17	+ 33	−1100	+ 800	+1700	8
9	+36,74	136,95	+8,24	11,56	+218	+387	+21	+ 70	−3720	− 410	− 270	9
10	+41,54	147,34	+8,71	13,43	+ 28	+197	− 3	− 14	−4300	−3320	−3050	10
11	+40,61	152,90	+7,38	11,25	− 85	+ 85	−60	− 66	+ 530	+ 90	− 260	11
12	+37,72	156,51	+6,14	8,83	− 96	+ 73	−16	− 51	−1700	+ 450	+ 850	12
13	+33,91	158,30	+5,74	7,35	−144	+ 26	− 5	− 17	− 870	+ 180	+ 730	13
14	+26,96	158,75	+5,65	6,97	−167	+ 2	− 1	− 1	− 260	+ 60	+ 150	14
15	+20,48	158,76	+5,63	6,97	−169	0	0	+ 3	0	− 10	0	15
16	+14,01	158,78	+5,61	6,99	−169	0	0	+ 3	0	− 30	0	16
17	+ 7,52	158,79	+5,59	7,03	−169	0	− 1	+ 3	0	− 20	0	17
18	+ 1,04	158,80	+5,55	7,06	−169	0	− 1	+ 3	0	− 10	0	18
19	− 5,44	158,82	+5,50	7,09	−169	0	− 1	+ 4	0	0	+ 10	19
20	−11,90	158,85	+5,45	7,13	−169	0	− 1	+ 4	0	+ 10	+ 20	20
21	−18,34	158,91	+5,41	7,18	−169	0	− 1	+ 5	0	+ 60	+ 60	21
22	−24,51	159,23	+5,41	7,43	−162	+ 7	+ 1	+ 12	+ 220	+ 130	+ 190	22
23	−30,41	159,83	+5,49	8,06	−152	+ 17	+ 6	+ 20	+ 330	+ 120	+ 420	23
24	−35,96	160,79	+5,68	9,16	−135	+ 34	0	+ 40	+ 680	− 480	+ 770	24
25	−40,29	162,94	+5,59	11,32	− 95	+ 74	− 2	+ 70	+1480	+ 170	+ 970	25
26	−42,38	167,34	+5,66	14,34	− 1	+168	+ 6	+ 95	+3750	+ 150	+ 20	26
27	−39,60	176,53	+5,91	17,04	+114	+284	+ 4	+ 52	+2560	− 170	−1900	27
28	−33,39	189,32	+5,99	18,28	+200	+369	+ 2	− 12	+1470	+ 40	−1340	28
29	−24,82	204,38	+6,13	17,99	+242	+411	+ 5	− 46	+ 860	+ 70	− 820	29
30	−14,93	220,77	+6,43	14,78	+292	+461	+ 9	− 72	+2170	+ 70	− 450	30
31	− 2,81	239,38	+6,83	11,92	+326	+495	+12	− 83	+ 360	+ 50	− 180	31

dieser Multiplicationen, sowie der Multiplicationen der Geschwindigkeiten und der Coordinaten der beiden Fussschwerpunkte für alle drei Versuche in übersichtlicher Weise zusammengestellt worden.

Digitized by Google

Die Producte aus der Masse des linken Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim II. Versuch.

Tabelle 17.

Nr.	$m_7 x_7$ relativ	$m_7 x_7$ absolut	$m_7 y_7$	$m_7 z_7$	$m_7 \frac{dx_7}{dt}$ relativ	$m_7 \frac{dx_7}{dt}$ absolut	$m_7 \frac{dy_7}{dt}$	$m_7 \frac{dz_7}{dt}$	$m_7 \frac{d^2x_7}{dt^2}$	$m_7 \frac{d^2y_7}{dt^2}$	$m_7 \frac{d^2z_7}{dt^2}$	Nr.
1	+28,73	76,08	−6,44	6,43	−169	0	0	+ 2	0	+ 10	0	1
2	+22,22	76,07	6,43	6,44	−169	0	0	+ 2	0	+ 20	0	2
3	+15,72	76,06	−6,42	6,45	−169	0	0	+ 2	0	+ 20	0	3
4	+ 9,20	76,03	−6,40	6,46	−169	0	+ 1	+ 2	0	+ 30	0	4
5	+ 2,68	76,00	−6,38	6,47	−169	0	+ 1	+ 2	0	+ 20	0	5
6	− 3,81	76,01	−6,36	6,49	−169	0	+ 1	+ 2	0	+ 10	0	6
7	−10,29	76,02	−6,33	6,52	−169	0	+ 1	+ 3	0	− 10	+ 20	7
8	−16,78	76,03	−6,30	6,54	−169	0	0	+ 4	0	− 30	+ 50	8
9	−23,24	76,07	−6,33	6,61	−166	+ 3	− 2	+ 5	+ 250	−120	+ 130	9
10	−29,23	76,57	−6,49	6,89	−154	+ 15	− 7	+ 12	+ 360	−170	+ 280	10
11	−35,03	77,26	−6,85	7,83	−138	+ 31	−11	+ 26	+ 490	− 20	+ 560	11
12	−39,90	78,89	−7,21	8,88	−110	+ 59	− 7	+ 54	+ 950	+290	+1160	12
13	−43,09	82,20	−7,35	12,04	− 44	+125	− 9	+116	+2810	−960	+1490	13
14	−42,34	89,44	−8,00	16,16	+ 80	+249	−17	+106	+3490	+350	−1610	14
15	−36,92	101,36	−8,15	18,50	+196	+365	+10	+ 19	+2270	+300	−2610	15
16	−28,21	116,57	−7,68	17,78	+253	+422	+14	− 52	+ 980	+ 20	−1240	16
17	−17,78	133,38	−7,19	15,38	+285	+454	+10	− 77	+ 820	−280	− 350	17
18	− 6,12	151,64	−7,04	12,47	+324	+493	0	− 75	+1190	−190	+ 300	18
19	+ 7,16	171,41	−7,17	9,98	+358	+528	− 5	− 51	+ 360	−130	+ 890	19
20	+20,63	191,38	−7,47	8,91	+336	+505	−10	0	−1550	− 70	+1710	20
21	+31,74	208,98	−7,91	10,11	+259	+428	−13	+ 79	−2430	− 30	+1230	21
22	+39,68	223,42	−8,41	12,71	+148	+317	−10	+ 93	−3560	+410	− 570	22
23	+42,36	232,60	−8,20	13,18	− 64	+105	+29	− 47	−4840	+600	−3210	23
24	+39,09	235,82	−7,00	10,12	− 71	+ 98	+31	− 82	+1000	−300	+ 730	24
25	+35,08	239,21	−6,02	8,19	−111	+ 58	+13	− 32	−2180	−680	+1090	25
26	+30,66	240,38	−5,91	7,28	−159	+ 10	− 2	− 6	− 610	−130	+ 330	26
27	+24,20	240,42	−6,02	7,16	−169	0	− 3	− 2	0	+ 30	+ 10	27
28	+17,72	240,43	−6,06	7,15	−169	0	− 1	− 1	0	+ 40	0	28
29	+11,24	240,44	−6,07	7,15	−169	0	0	− 1	0	+ 30	0	29
30	+ 4,75	240,45	−6,08	7,15	−169	0	0	− 1	0	+ 10	0	30
31	− 1,73	240,46	−6,09	7,14	−169	0	0	− 1	0	+ 10	0	31

Endlich sind auch noch die Maximalwerthe der einzelnen Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen des Fuss-

Digitized by Google

Die Producte aus der Masse des rechten Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim III. Versuch (mit Belastung).

Tabelle 18.

Nr.	$m_6 x_6$ relativ	$m_6 x_6$ absolut	$m_6 y_6$	$m_6 z_6$	$m_6 \frac{dx_6}{dt}$ relativ	$m_6 \frac{dx_6}{dt}$ absolut	$m_6 \frac{dy_6}{dt}$	$m_6 \frac{dz_6}{dt}$	$m_6 \frac{d^2x_6}{dt^2}$	$m_6 \frac{d^2y_6}{dt^2}$	$m_6 \frac{d^2z_6}{dt^2}$	Nr.
1	−29,08	5,03	+ 5,23	15,96	+270	+425	+13	− 45	+1480	+ 100	−1120	1
2	−18,13	21,95	+ 5,78	13,64	+307	+462	+17	− 68	+ 630	+ 140	− 300	2
3	− 5,80	40,23	+ 6,57	11,96	+328	+484	+25	− 60	+ 660	+ 200	+ 330	3
4	+ 6,92	58,91	+ 7,90	9,16	+341	+496	+34	− 33	+ 50	+ 310	+ 950	4
5	+19,67	77,62	+ 9,59	8,68	+321	+476	+47	+ 7	−1040	+ 510	+1620	5
6	+31,03	94,94	+11,76	10,27	+255	+410	+55	+ 81	−2400	− 260	+1230	6
7	+38,35	108,22	+13,62	12,87	+129	+285	+35	+ 24	−4480	− 780	−2920	7
8	+39,47	115,30	+14,39	11,98	− 73	+ 82	− 3	− 50	−2890	−1130	−1140	8
9	+36,72	118,51	+13,95	9,11	− 63	+ 92	−11	− 71	− 280	+ 340	+ 330	9
10	+33,36	121,11	+13,66	6,89	−124	+ 31	− 5	− 35	−2140	+ 70	+1540	10
11	+28,00	121,71	+13,54	6,41	−154	+ 1	− 3	− 2	− 170	+ 40	+ 310	11
12	+22,04	121,71	+13,46	6,40	−155	0	− 2	+ 2	0	+ 30	0	12
13	+16,08	121,71	+13,39	6,42	−155	0	− 2	+ 2	0	+ 20	0	13
14	+10,12	121,71	+13,34	6,44	−155	0	− 1	+ 2	0	+ 10	0	14
15	+ 4,18	121,73	+13,28	6,46	−155	0	− 1	+ 2	0	+ 10	0	15
16	− 1,78	121,73	+13,23	6,49	−155	0	− 1	+ 2	0	+ 10	0	16
17	− 7,74	121,73	+13,19	6,52	−155	0	− 1	+ 2	0	+ 10	0	17
18	−13,69	121,74	+13,14	6,54	−155	0	0	+ 3	0	+ 20	+ 20	18
19	−19,63	121,76	+13,15	6,60	−155	0	+ 1	+ 5	0	+ 30	+ 70	19
20	−25,29	122,05	+13,23	6,92	−147	+ 9	+ 2	+ 10	+ 280	+ 70	+ 160	20
21	−30,63	122,68	+13,36	7,58	−134	+ 21	+ 5	+ 21	+ 370	+ 30	+ 340	21
22	−35,48	123,79	+13,46	8,68	−116	+ 40	− 6	+ 40	+ 610	− 650	+ 600	22
23	−39,35	125,87	+13,00	10,72	− 82	+ 73	−18	+ 72	+1260	− 260	+1110	23
24	−41,06	130,13	+12,24	3,53	+ 5	+161	−30	+112	+3050	− 300	+ 480	24
25	−38,70	138,45	+10,86	17,85	+117	+272	−44	+ 60	+2550	− 460	−2480	25
26	−32,61	150,50	+ 8,92	18,54	+193	+348	−58	− 13	+1370	+ 120	−1470	26
27	−24,27	164,80	+ 6,85	17,22	+231	+386	−47	− 54	+ 830	+ 280	− 740	27
28	−15,07	179,96	+ 5,19	14,76	+269	+424	−39	− 80	+1220	+ 200	− 160	28
29	− 3,92	197,07	+ 3,69	11,66	+311	+467	−30	− 76	+ 720	+ 210	+ 350	29
30	+ 8,17	215,12	+ 2,65	9,28	+324	+479	−20	− 49	+ 40	+ 260	+ 870	30
31	+20,59	233,50	+ 2,27	8,31	+321	+476	− 9	− 13	− 200	+ 310	+1170	31

schwerpunktes mit der Masse m_6 resp. m_7 des Fusses multiplicirt und diese Producte in derselben Weise wie früher die Maximal-

Digitized by Google

Die Producte aus der Masse des linken Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim III. Versuch (mit Belastung).

Tabelle 19.

Nr.	$m_7 x_7$ relativ	$m_7 x_7$ absolut	$m_7 y_7$	$m_7 z_7$	$m_7 \frac{dx_7}{dt}$ relativ	$m_7 \frac{dx_7}{dt}$ absolut	$m_7 \frac{dy_7}{dt}$	$m_7 \frac{dz_7}{dt}$	$m_7 \frac{d^2x_7}{dt_7}$	$m_7 \frac{d^2y_7}{dt^2}$	$m_7 \frac{d^2z_7}{dt^2}$	Nr.
1	+10,65	44,76	− 9,17	5,98	−155	0	+ 3	− 1	0	+ 20	0	1
2	+ 4,67	44,74	− 9,06	5,97	−155	0	+ 3	− 1	0	+ 30	0	2
3	− 1,33	44,70	− 8,90	5,96	−155	0	+ 5	− 1	0	+ 50	0	3
4	− 7,33	44,66	− 8,75	5,93	−155	0	+ 6	− 1	0	+ 60	0	4
5	−13,42	44,53	− 8,54	5,86	−155	0	+ 9	− 1	0	+ 60	0	5
6	−19,46	44,45	− 8,24	5,75	−155	0	+10	− 4	0	− 40	− 280	6
7	−25,67	44,20	− 7,94	5,48	−149	+ 6	0	− 7	+ 240	− 440	+ 120	7
8	−31,15	44,68	− 8,10	5,55	−139	+ 16	− 9	+ 7	+ 280	− 20	+ 550	8
9	−36,03	45,76	− 8,29	6,70	−125	+ 30	+ 9	+ 36	+ 470	+ 510	+ 870	9
10	−40,60	47,15	− 7,89	8,68	− 96	+ 59	+ 9	+ 81	+1470	− 290	+1730	10
11	−42,50	51,21	− 7,74	12,47	+ 7	+163	− 2	+141	+3620	− 280	+1120	11
12	−39,72	59,95	− 7,78	16,69	+129	+285	+12	+ 64	+2770	+1410	−2610	12
13	−33,14	72,49	− 6,67	17,88	+211	+366	+43	0	+1370	+ 270	−1470	13
14	−24,43	87,16	− 5,09	17,00	+250	+406	+35	− 44	+ 770	− 520	− 900	14
15	−14,15	103,40	− 4,16	14,70	+284	+439	+ 6	− 70	+1000	− 890	− 150	15
16	− 2,75	120,76	− 4,53	12,07	+310	+465	−19	− 63	+ 430	− 450	+ 360	16
17	+ 9,37	138,84	− 5,46	10,22	+315	+470	−30	− 36	− 260	− 290	+ 860	17
18	+21,04	156,47	− 6,73	9,56	+292	+447	−44	+ 6	− 890	− 510	+1640	18
19	+31,78	173,17	− 8,07	10,86	+232	+387	−85	+ 63	−2680	−1730	+ 750	19
20	+38,26	185,01	−11,45	13,11	+ 92	+247	−34	+ 27	−4000	+1540	−2890	20
21	+39,13	192,44	−11,79	12,31	− 52	+103	+ 3	− 51	−3030	+ 670	−1210	21
22	+36,53	195,80	−11,45	9,94	−110	+ 45	+17	− 64	+ 630	+ 170	+ 180	22
23	+32,50	197,73	−10,82	7,83	−106	+ 49	+13	− 43	−1290	− 220	+ 890	23
24	+27,66	198,85	−10,58	6,82	−150	+ 5	− 5	− 12	− 570	− 930	+ 740	24
25	+21,47	198,62	−10,82	6,61	−155	0	0	+ 2	0	+ 130	+ 70	25
26	+15,41	198,52	−10,80	6,73	−155	0	+ 1	+ 3	0	+ 10	0	26
27	+ 9,42	198,49	−10,79	6,85	−155	0	+ 1	+ 3	0	− 10	0	27
28	+ 3,45	198,47	−10,77	6,98	−155	0	+ 1	+ 3	0	0	0	28
29	− 2,51	198,47	−10,76	7,08	−155	0	+ 1	+ 3	0	0	0	29
30	− 8,51	198,44	−10,75	7,19	−155	0	+ 1	+ 3	0	0	0	30
31	−14,39	198,52	−10,73	7,25	−155	0	+ 1	+ 3	0	0	0	31

werthe selbst in den folgenden Tabellen 20 bis 25 niedergelegt worden.

Digitized by Google

Maxima für die Producte aus der Masse des rechten Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim I. Versuch.

Tabelle 20.

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Coordinatenwerth relativ	Masse mal Coordinatenwerth absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Geschwindigkeit relativ	Masse mal Geschwindigkeit absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Beschleunigung
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,297	8,8	+43,61	135,61	0,155	5,0	+340	+508	0,098	3,6	+ 810
				0,347	10,1	- 56	+112	0,336	9,8	+1640
								0,460—0,728	13,0—20,0	0
								0,923	25,1	+3730
								1,076	29,1	+1280
Hintere Maxima.										
0,922	25,1	−43,57	153,00	0,320	9,4	− 80	+ 88	0,067	2,8	+ 460
				0,460—0,728	13,0—20,0	−168	0	0,298	8,8	-8670
								0,379	10,9	−2480
								0,460—0,728	13,0—20,0	0
								1,031	27,9	+ 650
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (rechte) Maxima.										
0,290	8,6	—	+ 8,52	0,239	7,2	—	+ 27	0,205	6,4	+1550
0,501	14,1	—	+ 6,53	0,463	13,1	—	+ 1	0,373	10,7	+ 460
0,845	23,1	—	+ 6,60	0,813	22,2	—	+ 6	0,790	21,6	+ 110
				0,920	25,0	—	− 2	0,900	24,5	+ 400
								1,076	29,1	+ 280
Innere (linke) Maxima.										
0,192	6,0	—	+ 6,75	0,135	4,5	—	− 9	0,290	8,6	−1380
0,433	12,3	—	+ 6,46	0,333	9,7	—	- 27	0,505	14,2	— 50
0,734	20,2	—	+ 6,23	0,620	17,2	—	- 1	0,845	23,1	— 580
1,074	29,0	—	+ 4,84	0,877	23,9	—	− 7	0,955	25,9	— 360
				0,998	27,0	—	− 15			
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,289	8,5	—	14,19	0,250	7,5	—	+ 77	0,203	6,3	+1520
0,983	26,7	—	18,32	0,470—0,700	13,3—19,3	—	+ 2	0,370	10,7	+1470
				0,925	25,1	—	+107	0,902	24,5	+1390
Untere Maxima (Minima).										
0,184	5,8	—	9,35	0,090	3,4	—	− 77	0,287	8,5	−3390
0,460	13,0	—	7,15	0,337	9,8	—	− 82	0,470—0,700	13,3—19,3	0
				0,470—0,700	13,3—19,3	—	+ 2	0,954	25,9	-2280
				1,083	29,3	—	− 67			

Digitized by Google

Maxima für die Producte aus der Masse des linken Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim I. Versuch.

Tabelle 21.

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Coordinatenwerth relativ	Masse mal Coordinatenwerth absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Geschwindigkeit relativ	Masse mal Geschwindigkeit absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Beschleunigung
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,795	21,7	+42,55	218,37	0,667	18,4	+342	+510	0—0,230	0—7,0	0
				0,867	23,6	− 75	+ 93	0,442	12,5	+3300
								0,637	17,6	+ 830
								0,846	23,1	+1390
								0,955—1,15	25,9—31	0
Hintere Maxima.										
0,426	12,1	−43,51	70,23	0—0,230	0—7,0	−168	0	0—0,230	0—7,0	0
				0,833	22,7	−103	+ 65	0,606	16,8	+ 240
				0,955—1,15	25,9—31	−168	0	0,777	21,3	−4730
								0,891	24,3	−4270
								0,955—1,15	25,9—31	0
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (linke) Maxima.										
0,040	2,0	—	− 6,67	0,327	9,5	—	− 13	0,284	8,4	− 290
0,475	13,4	—	− 8,30	0,449	12,7	—	− 15	0,423	12,0	− 770
0,795	21,7	—	− 9,76	0,748	20,5	—	− 31	0,727	20,0	− 410
				0,943	25,6	—	− 4	0,890	24,2	− 330
Innere (rechte) Maxima.										
0,243	7,3	—	− 6,52	0,150	4,9	—	+ 1	0,368	10,6	+ 290
0,630	17,4	—	− 7,02	0,399	11,4	—	− 2	0,471	13,3	+1160
0,916	24,9	—	− 8,15	0,533	14,9	—	+ 13	0,794	21,7	+1840
				0,833	22,7	—	+ 19	0,970	26,3	+ 60
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,495	13,9	—	18,87	0—0,150	0—4,9	—	+ 1	0,410	11,7	+2740
0,785	21,5	—	13,96	0,430	12,2	—	+138	0,701	19,3	+1840
				0,748	20,5	—	+ 78	0,871	23,7	+1610
				0,980—1,15	26,6—31	—	+ 2			
Untere Maxima (Minima).										
0,686	18,9	—	9,12	0—0,150	0—4,9	—	+ 1	0—0,150	0—4,9	0
0,956	26,0	—	6,69	0,588	16,3	—	− 78	0,469	13,2	−2710
				0,832	22,7	—	− 86	0,783	21,4	−4710
				0,980—1,15	26,6—31	—	+ 2	0,980—1,15	26,6—31	0

Digitized by Google

Maxima für die Producte aus der Masse des rechten Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim II. Versuch.

Tabelle 22.

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Coordinatenwerth relativ	Masse mal Coordinatenwerth absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Geschwindigkeit relativ	Masse mal Geschwindigkeit absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Beschleunigung
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,351	10,2	+41,77	148,61	0,208	6,4	+330	+499	0,148	4,9	+ 830
				0,396	11,3	— 65	+104	0,388	11,1	+2580
								0,511—0,767	14,3—21,0	0
								0,962	26,1	+3820
								1,108	29,9	+2270
Hintere Maxima.										
0,958	26,0	—42,38	167,34	0,382	11,0	— 85	+ 85	0,123	4,2	+ 620
				0,511—0,767	14,3—21,0	—169	0	0,325	9,5	—5630
								0,419	11,9	—1720
								0,511—0,767	14,3—21,0	0
								1,075	29,1	+ 860
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (rechte) Maxima.										
0,343	10,0	—	+ 8,73	0,182	5,8	—	+ 9	0,133	4,5	+ 290
0,882	24,0	—	+ 5,68	0,293	8,7	—	+ 22	0,263	7,9	+ 880
				0,535	15,0	—	0	0,401	11,5	+3760
				0,854	23,3	—	+ 6	0,828	22,6	+ 180
				0,973	26,4	—	+ 6	0,937	25,4	+ 280
								1,082	29,2	+ 90
Innere (linke) Maxima.										
0,133	4,5	—	+ 6,45	0,051	2,3	—	— 11	0,212	6,5	— 120
0,797	21,8	—	+ 5,40	0,234	7,1	—	+ 5	0,349	10,1	—3400
0,930	25,3	—	+ 5,57	0,381	10,9	—	— 60	0,575	16,0	— 30
				0,700	19,3	—	— 1	0,878	23,9	— 520
				0,905	24,6	—	— 3	0,997	27,0	— 170
				1,023	27,7	—	+ 2			
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,057	2,5	—	18,04	0,304	8,9	—	+ 71	0,260	7,8	+1770
0,342	9,9	—	13,47	0,515—0,670	14,4—18,5	—	+ 3	0,438	12,4	+1090
1,026	27,8	—	18,33	0,959	26,0	—	+ 95	0,915	24,9	+ 980
Untere Maxima (Minima).										
0,248	7,5	—	8,97	0,154	5,0	—	— 67	0,337	9,8	—4490
0,505	14,2	—	6,96	0,388	11,1	—	- 67	0,515—0,670	14,4—18,5	0
				0,515—0,670	14,4—18,5	—	+ 3	1,002	27,1	—1930

Digitized by Google

Maxima für die Producte aus der Masse des linken Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim II. Versuch.

Tabelle 23.

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Coordinatenwerth relativ	Masse mal Coordinatenwerth absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Geschwindigkeit relativ	Masse mal Geschwindigkeit absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Beschleunigung
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,834	22,8	+42,63	154,99	0,699	19,2	+361	+530	0—0,287	0—8,5	0
				0,889	24,2	— 67	+102	0,493	13,9	+3510
								0,652	18,0	+1190
								0,874	23,8	+1510
								0,997—1,15	27,0—31	0
Hintere Maxima.										
0,474	13,4	−43,30	84,33	0—0,287	0—8,5	−169	0	0—0,287	0—8,5	0
				0,858	23,4	— 94	+ 75	0,599	16,6	+ 760
				0,997—1,15	27,0—31	−169	0	0,832	22,7	−7830
								0,915	24,9	−2720
								0,997—1,15	27,0—31	0
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (linke) Maxima.										
0,521	14,6	—	— 8,22	0,386	11,1	—	— 11	0,343	10,0	— 180
0,822	22,4	—	— 8,57	0,483	13,6	—	— 21	0,463	13,1	−1140
				0,779	21,3	—	— 14	0,619	17,1	— 300
				0,979	26,5	—	— 4	0,915	24,9	— 700
Innere (rechte) Maxima.										
0,272	8,1	—	— 6,29	0,210	6,5	—	+ 1	0,100	3,6	+ 30
0,651	18,0	—	— 7,04	0,441	12,5	—	— 3	0,423	12,0	+ 300
0,944	25,6	—	— 5,90	0,578	16,1	—	+ 14	0,516	14,5	+1180
				0,863	23,5	—	+ 33	0,829	22,6	+1830
								1,015	27,5	+ 50
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,546	15,3	—	18,60	0—0,200	0—6,2	—	+ 2	0,447	12,7	+2020
0,830	22,7	—	13,54	0,478	13,5	—	+129	0,739	20,3	+1980
				0,794	21,7	—	+103	0,903	24,6	+1530
				1,020—1,15	27,6—31	—	— 1			
Untere Maxima (Minima).										
0,728	20,0	—	8,91	0—0,200	0—6,2	—	+ 2	0—0,200	0—6,2	0
				0,631	17,5	—	— 81	0,533	14,9	−2650
				0,869	23,7	—	— 86	0,827	22,6	−5080
				1,020—1,15	27,6—31	—	— 1	1,020—1,15	27,6—31	0

Digitized by Google

Tabelle 24. **Maxima für die Producte aus der Masse des rechten Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim III. Versuch (mit Belastung).**

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Coordinatenwerth relativ	Masse mal Coordinatenwerth absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Geschwindigkeit relativ	Masse mal Geschwindigkeit absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Beschleunigung
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,255	7,7	+39,91	113,66	0,117	4,1	+341	+496	0,077	3,0	+ 660
				0,303	8,9	− 62	+ 93	0,290	8,6	+1250
				1,114	30,1	+324	+479	0,402—0,690	11,5—19,0	0
								0,888	24,2	+3100
								1,045	28,3	+1320
Hintere Maxima.										
0,879	23,9	−41,08	129,69	0,277	8,2	− 80	+ 75	0,053	2,4	+ 500
				0,402—0,690	11,5—19,0	−155	0	0,261	7,8	−7280
								0,338	9,8	−2240
								0,402—0,690	11,5—19,0	0
								0,989	26,8	+ 830
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (rechte) Maxima.										
0,265	7,9	—	+14,40	0,180	5,7	—	+ 57	0,161	5,2	+ 550
0,797	21,8	—	+13,49	0,773	21,2	—	+ 5	0,297	8,8	+ 770
								0,742	20,4	+ 100
								0,852	23,2	− 250
								0,984	26,7	+ 290
Innere (linke) Maxima.										
0,660	18,2	—	+13,13	0,288	8,5	—	− 18	0,258	7,7	−1240
				0,953	25,9	—	− 58	0,550	15,4	+ 10
								0,797	21,8	− 850
								0,935	25,4	− 590
								1,043	28,2	+ 190
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,238	7,2	—	12,90	0,200	6,2	—	+ 88	0,177	5,6	+2130
0,950	25,8	—	18,61	0,420—0,620	12,0—17,2	—	+ 2	0,344	10,0	+1550
				0,887	24,2	—	+114	0,857	23,4	+1360
Untere Maxima (Minima).										
0,146	4,8	—	8,66	0,055	2,4	—	− 72	0,221	6,8	−3210
0,395	11,3	—	6,39	0,298	8,8	—	− 72	0,420—0,620	12,0—17,2	0
				0,420—0,620	12,0—17,2	—	+ 2	0,917	24,9	−2510
				1,046	28,3	—	− 82			

Digitized by Google

Maxima für die Producte aus der Masse des linken Fusses und den Coordinaten, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen seines Schwerpunktes beim III. Versuch (mit Belastung).

Tabelle 25.

Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Coordinatenwerth relativ	Masse mal Coordinatenwerth absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Geschwindigkeit relativ	Masse mal Geschwindigkeit absolut	Zeit in sec	Nummer der Bewegungsphase	Masse mal Beschleunigung
Bewegung in der Gangrichtung.										
Vordere Maxima.										
0,751	20,6	+39,34	190,27	0,601	16,7	+317	+472	0—0,192	0—6,0	0
				0,827	22,6	− 94	+ 61	0,386	11,1	+ 3640
								0,531	14,9	+ 1040
								0,811	22,2	+ 1260
								0,901—1,15	24,5—31	0
Hintere Maxima.										
0,381	10,9	−42,51	50,85	0—0,192	0—6,0	−155	0	0—0,192	0—6,0	0
				0,800	21,9	−111	+ 44	0,500	14,1	+ 770
				0,901—1,15	24,5—31	−155	0	0,727	20,0	− 4000
								0,851	23,2	− 1490
								0,901—1,15	24,5—31	0
Bewegung in der Seitenrichtung.										
Aeussere (linke) Maxima.										
0,298	8,8	—	− 8,31	0,270	8,0	—	− 9	0,224	6,8	− 450
0,413	11,8	—	− 7,80	0,397	11,4	—	− 4	0,365	10,5	− 360
0,762	20,9	—	−11,80	0,700	19,3	—	− 92	0,530	14,8	− 910
0,919	25,0	—	−10,82	0,892	24,3	—	− 13	0,687	18,9	− 1750
								0,879	23,9	− 950
								0,997	27,0	− 10
								1,030—1,15	27,9—31	0
Innere (rechte) Maxima.										
0,230	7,0	—	− 7,94	0,186	5,9	—	+ 10	0,135	4,5	+ 60
0,374	10,8	—	− 7,73	0,323	9,4	—	+ 12	0,297	8,8	+ 1020
0,544	15,2	—	− 4,14	0,470	13,3	—	+ 43	0,428	12,2	+ 1500
0,873	23,8	—	−10,56	0,820	22,4	—	+ 18	0,616	17,1	− 280
				0,965	26,2	—	+ 1	0,712	19,6	ca. + 21400
								0,902	24,5	+ 1180
Bewegung in der verticalen Richtung.										
Obere Maxima.										
0,460	13,0	—	17,88	0—0,170	0—5,4	—	+ 1	0—0,170	0—5,4	0
0,738	20,3	—	13,20	0,388	11,1	—	+142	0,362	10,4	+ 2110
				0,702	19,3	—	+ 67	0,667	18,4	+ 2020
				0,940—1,15	25,5—31	—	+ 3	0,858	23,4	+ 1010
Untere Maxima (Minima).										
0,249	7,5	—	5,45	0—0,170	0—5,4	—	+ 1	0,202	6,3	− 350
0,648	17,9	—	9,54	0,223	6,8	—	− 10	0,409	11,7	− 2880
0,908	24,7	—	6,59	0,547	15,3	—	− 71	0,732	20,1	− 3230
				0,798	21,8	—	− 65	0,940—1,15	25,5—31	0
				0,940—1,15	25,5—31	—	+ 3			

Digitized by Google

Rückblick.

Nachdem in der letzten Arbeit über den Gang des Menschen (III. Theil) zunächst ein Ueberblick über die Bewegungen der unteren Extremitäten gegeben worden ist, beschäftigt sich der vorliegende IV. Theil der Untersuchung in eingehender Weise mit der Bewegung des Fusses.

Zuerst werden die Kräfte aufgesucht, welche während des Ganges auf den Fuss einwirken. Dabei ist Folgendes hervorzuheben. Die gleichzeitige Bewegung der übrigen Körpertheile giebt Veranlassung zu einer Druck- resp. Zugwirkung im Fussgelenk, welche für den Fuss wie eine äussere im Gelenkmittelpunkt angreifende Kraft aufgefasst werden kann. Fügt man dieselbe den übrigen auf den Fuss einwirkenden Kräften hinzu, welche theils der Contraction oder rein elastischen Spannung von Muskeln, theils der Anziehungskraft der Erde, theils der Reaction des Fussbodens gegen den von Seiten des aufgesetzten Fusses auf ihn ausgeübten Druck ihre Entstehung verdanken, so bewegt sich der Fuss unter dem Einfluss aller dieser Kräfte so, als ob er vollständig vom übrigen Körper losgelöst wäre. Diese Kräfte üben daher im Allgemeinen zweierlei Wirkungen auf den Fuss aus. Einmal beeinflussen sie die fortschreitende Bewegung desselben, indem sie seinem Schwerpunkt eine Beschleunigung ertheilen, und dann bewirken sie eine Winkelbeschleunigung des Fusses um eine durch seinen Schwerpunkt hindurchgehende Axe, welche in dem beim Gehen nahezu verwirklichten Falle ebener Bewegung senkrecht zur Gangebene gerichtet ist. Die drehende Wirkung kann man dadurch isoliren, dass man im Schwerpunkte des Fusses eine Kraft angebracht denkt, welche der Effectivkraft desselben entgegengesetzt gleich ist; denn diese wird gerade die Beschleunigung des Schwerpunktes verhindern, ohne einen Einfluss auf die Drehung des Fusses um seinen Schwerpunkt auszuüben. Fügt man diese negative Effectivkraft des Fusses auch noch zu den übrigen am Fusse angreifenden Kräften

Digitized by Google

hinzu, so lassen sich die sämmtlichen Kräfte zu drei Arten von Kräftepaaren im Poinsot'schen Sinne zusammenfassen, von denen die einen aus Muskelkräften, die anderen aus Schwerkräften und die dritten aus Effectivkräften bestehen. Die algebraische Summe der Momente dieser Kräftepaare muss dann in dem angenommenen Falle ebener Bewegung gleich dem Product aus dem Trägheitsmoment und der Winkelbeschleunigung des Fusses für die zur Gangebene senkrechte Schwerpunktsaxe sein. Dies ist die einfache Bedeutung derjenigen Differentialgleichung aus dem in einer früheren Arbeit angegebenen System der Differentialgleichungen der Bewegung, welche sich speciell auf den Fuss bezieht. Da die damals aus den allgemeinen Lagrange'schen Differentialgleichungen der zweiten Form abgeleiteten Bewegungsgleichungen zunächst in ziemlich verwickelter Gestalt erscheinen, so ist eine so einfache Interpretation derselben für die weitere Untersuchung von grosser Bedeutung. Denn es lassen sich sowohl die Kräftepaare der Schwere und der Effectivkräfte, als auch die Winkelbeschleunigung des Fusses um die Schwerpunktsaxe aus der früher gewonnenen Beziehung des ganzen Bewegungsvorganges ableiten und numerisch bestimmen. Da ausserdem die Trägheitsmomente des Fusses schon früher gemessen worden sind, so kann man mit Hülfe der Bewegungsgleichung das resultirende Drehungsmoment der auf den Fuss einwirkenden Muskeln berechnen. Es lässt sich diese Aufgabe im vorliegenden Falle mit einer gewissen Annäherung sogar noch auf einfachere Weise lösen, da sich herausstellt, dass das Product aus dem Trägheitsmoment und der Winkelbeschleunigung infolge der geringen Masse des Fusses gegenüber den durch die meisten Kräfte verursachten Drehungsmomenten sehr klein ist, so dass es ohne zu grossen Fehler vernachlässigt werden kann. Daraus geht aber hervor, dass zwischen den sämmtlichen auf den Fuss einwirkenden Kräften nahezu Gleichgewicht stattfinden muss.

In der Arbeit sind nun für jede Periode des Ganges die einzelnen auf den Fuss einwirkenden Kräftepaare ausführlich angegeben worden. Aus diesen Daten liess sich dann in der eben geschilderten Weise ein annähernd richtiger, orientirender Ueberblick über die Thätigkeit der am Fuss ansetzenden und über das obere Sprunggelenk hinwegziehenden Muskeln gewinnen. Es hat sich als wahrscheinlich herausgestellt, dass während der Periode des Schwingens so gut wie keine oder doch nur schwache Con-

Digitized by Google

traction dieser Fussmuskeln stattfindet. Sobald sich aber das Bein vorn auf den Boden aufsetzt, contrahiren sich sofort Muskeln, welche wie der M. tibialis anterior vor dem Fussgelenk vorüberziehen. Einige Zeit, nachdem sich der Fuss mit der ganzen Sohle aufgestellt hat, werden die vorderen Muskeln vor allen Dingen von der hinter dem Gelenk vorüberziehenden Wadenmuskulatur abgelöst. Die letztere bleibt dann im contrahirten Zustand, bis das Bein wieder den Boden verlässt, um von Neuem seine Schwingung nach vorn zu beginnen.

Die weiteren Abschnitte der Arbeit beschäftigen sich mit der Ableitung der Geschwindigkeiten und Beschleunigungen des Fussschwerpunktes und den damit zusammenhängenden linearen Bewegungsgrössen und Effectivkräften des Fusses. Die Resultate dieser Untersuchung sind in Tabellen übersichtlich zusammengestellt und durch Tafeln veranschaulicht worden.

Digitized by Google

ZEHNTER BAND. (XV. Bd.) Mit 7 Tafeln. hoch 4. 1874. brosch. Preis 21 ℳ

W. WEBER, Elektrodynam. Maassbestimmungen, insbes. über das Princip der Erhaltung der Energie. 1871. 1 ℳ 60 ₰.
P. A. HANSEN, Untersuch. d. Weges e. Lichtstrahls durch e. belieb. Anzahl v. brechenden sphär. Oberflächen. 1871. 3 ℳ 60 ₰.
C. BRUHNS und E. WEISS, Bestimmung der Längendifferenz zwischen Leipzig und Wien. 1872. 2 ℳ
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 9. Abhdl.: Ueber die thermoelektr. Eigensch. d. Schwerspathes. M. 4 Taf. 1872. 2 ℳ
— Elektr. Untersuch. 10. Abhdl.: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Aragonites. Mit 3 Taf. 1872. 2 ℳ
C. NEUMANN, Ueber die den Kräften elektrodynam. Ursprungs zuzuschreibenden Elementargesetze. 1873. 3 ℳ 80 ₰.
P. A. HANSEN, Von der Bestimmung der Theilungsfehler eines gradlinigen Maassstabes. 1874. 4 ℳ
— Ueber d. Darstell. d. grad. Aufsteig. u. Abweich. d. Mondes in Funktion d. Länge in d. Bahn u. d. Knotenlänge. 1874. 1 ℳ
— Dioptr. Untersuch. mit Berücksicht. d. Farbenzerstreuung u. d. Abweich. wegen Kugelgestalt. 2. Abhdlg. 1874. 2 ℳ

ELFTER BAND. (XVIII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 21 ℳ

G. T. FECHNER, Ueber den Ausgangswerth der kleinsten Abweichungssumme, dessen Bestimmung, Verwendung und Verallgemeinerung. 1874. 2 ℳ
C. NEUMANN, Ueber das von Weber für die elektrischen Kräfte aufgestellte Gesetz. 1874. 3 ℳ
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 11. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Kalkspathes, des Berylles, des Idocrases und des Apophyllites. Mit 3 Taf. 1875. 2 ℳ
P. A. HANSEN, Ueber die Störungen der grossen Planeten, insbesondere des Jupiter. 1875. 6 ℳ
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 12. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Gypses, des Diopsids, des Orthoklases, des Albits und des Perikline. Mit 4 Taf. 1875. 2 ℳ
W. SCHEIBNER, Dioptrische Untersuchungen, insbesondere über das Hansen'sche Objectiv. 1876. 3 ℳ
C. NEUMANN, Das Weber'sche Gesetz bei Zugrundelegung der unitarischen Anschauungsweise. 1876. 1 ℳ
W. WEBER, Elektrodynamische Maassbestimmungen, insbes. über die Energie der Wechselwirkung. Mit 1 Taf. 1878. 2 ℳ

ZWÖLFTER BAND. (XX. Bd.) Mit 13 Tafeln. hoch 4. 1883. brosch. Preis 22 ℳ

W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 13. Abhandlung: Ueber die thermoelektrischen Eigenschaften des Apatits, Brucits, Coelestins, Prehnits, Natroliths, Skolezits, Datoliths und Axinits. Mit 3 Taf. 1878. 2 ℳ
W. SCHEIBNER, Zur Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1879. 5 ℳ
— Supplement zur Abhandlung über die Reduction elliptischer Integrale in reeller Form. 1880. 1 ℳ 50 ₰.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 14. Abhdlg.: Ueb. d. photo- u. thermoelektr. Eigensch. d. Flussspathes. M. 3 Taf. 1879. 2 ℳ
C. BRUHNS, Neue Bestimmung der Längendifferenz zwischen der Sternwarte in Leipzig und der neuen Sternwarte auf der Türkenschanze in Wien. 1880. 2 ℳ 40 ₰.
C. NEUMANN, Ueber die peripolaren Coordinaten. 1880. 1 ℳ 50 ₰.
— Die Vertheilung der Elektricität auf einer Kugelcalotte. 1880. 2 ℳ 40 ₰.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 15. Abhandlung: Ueber die aktino- und piezoelektrischen Eigenschaften des Bergkrystalles und ihre Beziehung zu den thermoelektrischen. Mit 4 Tafeln. 1881. 2 ℳ
— Elektr. Untersuchungen. 16. Abhdlg.: Ueb. die thermoelektr. Eigensch. d. Helvins, Mellits, Pyromorphits, Mimetesits, Phenakits, Pennins, Dioptases, Strontianits, Witherits, Cerussits, Euklases und Titanits. Mit 3 Taf. 1882. 2 ℳ
— Elektr. Untersuch. 17. Abhdlg.: Ueber die bei einigen Gasentwickelungen auftretenden Elektricitäten. 1883. 1 ℳ 80 ₰.

DREIZEHNTER BAND. (XXII. Bd.) Mit 8 Tafeln. hoch 4. 1878. brosch. Preis 30 ℳ

G. T. FECHNER, Ueber die Frage des Weber'schen Gesetzes u. Periodicitätsgesetzes im Geb. d. Zeitsinnes. 1884. 2 ℳ 80 ₰.
— Ueber die Methode der richtigen und falschen Fälle in Anwendung auf die Maassbestimmungen der Feinheit oder extensiven Empfindlichkeit des Raumsinnes. 1884. 7 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die bei der Untersuchung von Gelenkbewegungen anzuwendende Methode, erläutert am Gelenkmechanismus des Vorderarmes beim Menschen. Mit 4 Taf. 1885. 2 ℳ
F. KLEIN, Ueber die ellipt. Normalcurven der n^{ten} Ordnung u. zugehörige Modulfunctionen der n^{ten} Stufe. 1885. 1 ℳ 80 ₰.
C. NEUMANN, Ueber die Kugelfunctionen P_n und Q_n, insbesondere über die Entwicklung der Ausdrücke $P_n(zz_1 + \sqrt{1-z^2}\sqrt{1-z_1^2}\cos\Phi)$ und $Q_n(zz_1 + \sqrt{1-z^2}\sqrt{1-z_1^2}\cos\Phi)$. 1886. 2 ℳ 40 ₰.
W. HIS, Zur Geschichte des menschl. Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Mit 1 Taf. u. 10 Holzschn. 1886. 2 ℳ
H. BRUNS, Über eine Aufgabe der Ausgleichungsrechnung. 1886. 2 ℳ
R. LEUCKART, Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues u. der Lebensgeschichte der Nematoden. Mit 3 Taf. 1887. 7 ℳ
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. 1. Abhdlg. Mit 11 Holzschn. 1887. 3 ℳ 20 ₰.

VIERZEHNTER BAND. (XXIV. Bd.) Mit 54 Taf. u. 1 geolog. Karte. hoch 4. 1888. brosch. Preis 42 ℳ

J. WISLICENUS, Über die räumliche Anordnung der Atome in organischen Molekulen und ihre Bestimmung in geometrisch-isomeren ungesättigten Verbindungen. Mit 186 Fig. 2. Abdruck. 1889. 4 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Untersuchungen über die Gelenke des menschlichen Armes. 1. Th.: Das Ellenbogengelenk von O. Fischer. 2. Th.: Das Handgelenk von W. Braune und O. Fischer. Mit 12 Holzschn. u. 15 Taf. 1887. 5 ℳ
J. P. MALL, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Mit 6 Taf. 1887. 5 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Das Gesetz der Bewegungen in den Gelenken an der Basis der mittleren Finger und im Handgelenk des Menschen. Mit 2 Holzschn. 1887. 1 ℳ
O. DRASCH, Untersuch. über die papillae foliatae et circumvallatae d. Kaninchens u. Feldhasen. Mit 8 Taf. 1887. 4 ℳ
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 18. Abhandlung: Fortsetzung der Versuche über das elektrische Verhalten der Quarz- und der Boracitkrystalle. Mit 3 Taf. 1887. 2 ℳ
W. HIS, Zur Gesch. des Gehirns, sowie der centralen u. peripher. Nervenbahnen. Mit 3 Taf. u. 27 Holzschn. 1888. 3 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Antheil, den die einzelnen Gelenke des Schultergürtels an der Beweglichkeit des menschlichen Humerus haben. Mit 3 Taf. 1888. 1 ℳ 60 ₰.
G. HEINRICIUS und H. KRONECKER, Beiträge zur Kenntniss des Einflusses der Respirationsbewegungen auf den Blutlauf im Aortensysteme. Mit 5 Taf. 1888. 1 ℳ 80 ₰.
J. WALTHER, Die Korallenriffe d. Sinaihalbinsel. Mit 1 geolog. Karte, 7 lithogr. Taf., 1 Lichtdrucktaf. u. 34 Zinkotyp. 1888. 6 ℳ
W. SPALTEHOLZ, Die Vertheilung der Blutgefässe im Muskel. Mit 3 Taf. 1888. 1 ℳ 80 ₰.
S. LIE, Zur Theorie der Berührungstransformationen. 1888. 1 ℳ
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. Zweite Abhandlung. Mit 19 Holzschn. 1888. 6 ℳ

FÜNFZEHNTER BAND. (XXVI. Bd.) Mit 42 Tafeln. hoch 4. 1890. brosch. Preis 35 ℳ

B. PETER, Monographie der Sternhaufen G. C. 4460 und G. C. 1440, sowie einer Sterngruppe bei o Piscium. Mit 2 Taf. und 2 Holzschn. 1889. 4 ℳ
W. OSTWALD, Über die Affinitätsgrössen organ. Säuren u. ihre Bezieh. zur Zusammensetz. u. Constitution ders. 1889. 5 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die Rotationsmomente der Beugemuskeln am Ellbogengelenk des Menschen. Mit 5 Taf. und 6 Holzschn. 1889. 3 ℳ
W. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Mit 4 Taf. 1889. 3 ℳ
W. PFEFFER, Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889. 5 ℳ
A. SCHENK, Über Medullosa Cotta und Tubicaulis Cotta. Mit 3 Taf. 1889. 2 ℳ
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen. Mit 17 Taf. und 18 Fig. 1889. 8 ℳ
W. HIS, Die Formentwickl. des menschl. Vorderhirns vom Ende des 1. bis z. Beginn des 3. Monats. Mit 1 Taf. 1889. 2 ℳ 80 ₰.
J. GAULE, Zahl und Vertheilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Mit 10 Taf. 1889. 3 ℳ

SECHZEHNTER BAND. (XXVII. Bd.) Mit 19 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 21 ℳ

P. STARKE, Arbeitsleistung u. Wärmeentwickelung bei der verzögerten Muskelzuckung. Mit 9 Taf. u. 3 Holzsch. 1890. 6 ℳ
W. PFEFFER, I. Über Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper. — II. Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen nebst Bemerk. über d. Aggregatzustand d. Protoplasmas u. über osmotische Vorgänge. Mit 2 Taf. und 1 Holzschn. 1890. 7 ℳ
J. WALTHER, Die Denudation in der Wüste und ihre geologische Bedeutung. Untersuchungen über die Bildung der Sedimente in den ägyptischen Wüsten. Mit 8 Taf. und 99 Zinkätzungen. 1891. 8 ℳ

SIEBZEHNTER BAND. (XXIX. Bd.) Mit 43 Tafeln. hoch 4. 1891. brosch. Preis 33 ℳ

W. HIS, Die Entw. d. menschl. Rautenhirns v. Ende d. 1. b. z. Beginn d. 3. Monats. I. Verlang. Mark. M. 4 Taf. u. 18 Holzsch. 1891. 4 ℳ
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Die Beweg. d. Kniegelenks, n. e. neu. Meth. am leb. Mensch. gemess. Mit 19 Taf. u. 6 Fig. 1891. 5 ℳ
R. HAHN, Mikrometr. Vermess. d. Sternhaufens 2762, ausgef. am zwölffüss. Äquatoreal d. Leips. Sternwarte. M. 1 Taf. 1891. 6 ℳ
F. MALL, Das reticulirte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Mit 11 Taf. 1891. 5 ℳ
L. KREHL, Beiträge zur Kenntniss der Füllung und Entleerung des Herzens. Mit 7 Taf. 1891. 5 ℳ
J. HARTMANN, Die Vergrösserung des Erdschattens bei Mondfinsternissen. Mit 1 lithogr. Taf. u. 3 Textfig. 1891. 8 ℳ

Digitized by Google

ACHTZEHNTER BAND. (XXXI. Bd.) Mit 26 Tafeln. hoch 4. 1893. brosch. Preis 24 ℳ.

W. HIS jun., Die Entwickelung des Herznervensystems bei Wirbelthieren. Mit 4 Taf. 1891. 5 ℳ.
C. NEUMANN, Über einen eigenthümlichen Fall elektrodynamischer Induction. Mit 1 Holzschn. 1892. 3 ℳ.
W. PFEFFER, Studien zur Energetik der Pflanze. 1892. 4 ℳ.
W. OSTWALD, Ueber die Farbe der Ionen. Mit 7 Taf. 1892. 2 ℳ.
O. EICHLER, Anatom. Untersuch. über die Wege des Blutstromes im menschl. Ohrlabyrinth. Mit 4 Taf. u. 3 Holzsch. 1892. 3 ℳ.
H. HELD, Die Beziehungen des Vorderseitenstranges zu Mittel- und Hinterhirn. Mit 3 Taf. 1892. 1 ℳ 20 ₰.
W. G. HANKEL und H. LINDENBERG, Elektrische Untersuchungen. 19. Abhandlung: Über die thermo- und piëzo-elektrischen Eigenschaften der Krystalle des chlorsauren Natrons, des unterschwefelsauren Kalis, des Seignettesalzes, des Resorcins, des Milchzuckers und des dichromsauren Kalis. Mit 3 Taf. 1892. 1 ℳ 80 ₰.
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Bestimm. d. Trägheitsmomente d. menschl. Körpers u. sein. Glieder. Mit 5 Taf. u. 7 Fig. 1892. 4 ℳ.

NEUNZEHNTER BAND. (XXXII. Bd.) Mit 13 Tafeln. hoch 4. 1893. brosch. Preis 12 ℳ.

J. T. STERZEL, Die Flora des Rothliegenden im Plauenschen Grunde bei Dresden. Mit 13 Taf. 1893. 12 ℳ.

ZWANZIGSTER BAND. (XXXIII. Bd.) Mit 6 Tafeln. hoch 4. 1893. brosch. Preis 21 ℳ.

O. FISCHER, Die Arbeit der Muskeln u. die lebendige Kraft des menschlichen Körpers. Mit 2 Taf. u. 11 Fig. 1893. 4 ℳ.
E. STUDY, Sphärische Trigonometrie, orthogonale Substitutionen und elliptische Functionen. Mit 16 Fig. 1893. 5 ℳ.
W. PFEFFER, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Mit 14 Holzschn. 1893. 8 ℳ.
H. CREDNER, Zur Histologie der Faltenzähne paläozoischer Stegocephalen. Mit 4 Taf. u. 5 Textfig. 1893. 4 ℳ.

EINUNDZWANZIGSTER BAND. (XXXV. Bd.) Mit 17 Tafeln. hoch 4. 1895. brosch. Preis 27 ℳ.

O. EICHLER, Die Wege des Blutstromes durch den Vorhof u. d. Bogengänge d. Menschen. Mit 1 Doppeltaf. 1894. 1 ℳ.
W. G. HANKEL und H. LINDENBERG, Elektrische Untersuchungen. 20. Abhandlung: Über die thermo- und piëzo-elektrischen Eigenschaften der Krystalle des brom- und überjodsauren Natrons, des Asparagins, des Chlor- und Brombaryums, sowie des unterschwefelsauren Baryts und Strontians. Mit 2 Taf. 1894. 1 ℳ 60 ₰.
S. LIE, Untersuchungen über unendliche continuirliche Gruppen. 1895. 5 ℳ.
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Der Gang d. Menschen. I. Th.: Vers. am unbelast. u. bel. Mensch. M. 14 Taf. u. 26 Textfig. 1895. 12 ℳ.
H. BRUNS, Das Eikonal. 1895. 5 ℳ.
J. THOMAE, Untersuchungen über zwei-zweideutige Verwandtschaften u. einige Erzeugnisse derselben. 1895. 3 ℳ.

ZWEIUNDZWANZIGSTER BAND. (XXXVII. Bd.) Mit 12 Tafeln. hoch 4. 1895. brosch. Preis 20 ℳ.

H. CREDNER, Die Phosphoritknollen d. Leipz. Mitteloligocäns u. d. norddeutschen Phosphoritzonen. Mit 1 Taf. 1895. 2 ℳ.
O. FISCHER, Beitr. zu e. Muskeldynamik. 1. Abhdlg.: Üb. d. Wirkungsweise eingelenkig. Muskeln. M. 8 Taf. u. 13 Textfig. 1895. 9 ℳ.
R. BOEHM, D. südamerik. Pfeilgift Curare in chem. u. pharmakolog. Beziehg. I. Th.: Das Tubo-Curare. Mit 1 Taf. 1895. 1 ℳ 80 ₰.
B. PETER, Beob. am sechszölligen Repsoldschen Heliometer der Leipz. Sternwarte. Mit 4 Textfig. u. 1 Doppeltaf. 1895. 6 ℳ.
W. HIS, Anatom. Forsch. üb. Joh. Seb. Bach's Gebeine u. Antlitz nebst Bemerk. üb. dessen Bilder. Mit 15 Textfig. u. 1 Taf. 1895. 2 ℳ.

DREIUNDZWANZIGSTER BAND. (XL. Bd.) Mit 12 Tafeln. hoch 4. 1897. brosch. Preis 29 ℳ.

P. DRUDE, Über die anomale elektrische Dispersion von Flüssigkeiten. Mit 1 Taf. und 2 Textfig. 1896. 2 ℳ.
—— Zur Theorie stehender elektrischer Drahtwellen. Mit 1 Taf. 1896. 5 ℳ.
M. v. FREY, Untersuch. üb. d. Sinnesfunctionen d. menschl. Haut. 1. Abhdlg.: Druckempfindg. u. Schmerz. M. 16 Textfig. 1896. 5 ℳ.
O. FISCHER, Beiträge zur Muskelstatik. Erste Abhandlung: Ueber das Gleichgewicht zwischen Schwere und Muskeln am zweigliedrigen System. Mit 7 Taf. und 21 Textfig. 1896. 6 ℳ.
J. HARTMANN, Die Beobachtung der Mondfinsternisse. Mit 4 Textfig. 1896. 5 ℳ.
O. FISCHER, Beiträge zu einer Muskeldynamik. Zweite Abhandlung: Über die Wirkung der Schwere und beliebiger Muskeln auf das zweigliedrige System. Mit 4 Taf. und 12 Textfig. 1897. 6 ℳ.

VIERUNDZWANZIGSTER BAND. (XLII. Bd.) Mit 12 Taf. hoch 4. 1898. brosch. Preis 23 ℳ 50 ₰.

R. BOEHM, Das südamerikanische Pfeilgift Curare in chemischer und pharmakologischer Beziehung. II. Theil (Schluss). I. Das Calebassencurare. II. Das Topfcurare. III. Über einige Curararinden. Mit 4 Taf. u. 1 Textfig. 1897. 3 ℳ.
W. WUNDT, Die geometrisch-optischen Täuschungen. Mit 65 Textfiguren. 1898. 5 ℳ.
B. PETER, Beobacht. am sechszöll. Repsoldschen Heliometer d. Leipz. Sternwarte. II. Abhdlg. M. 2 Textfig. u. 1 Taf. 1898. 5 ℳ.
H. CREDNER, Die Sächs. Erdbeben während der J. 1889 bis 1897. Mit 5 Taf. u. 2 in d. Text gedruckt. Kärtch. 1898. 4 ℳ 50 ₰.
W. HIS, Über Zellen- und Syncytienbildung, Studien am Salmonidenkeim. Mit 14 Figuren im Text. 1898. 4 ℳ.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 21. Abhandlung: Über die thermo- u. piëzo-elektrischen Eigenschaften der Krystalle des ameisensauren Baryts, Bleioxyds, Strontians und Kalkes, des salpetersauren Baryts und Bleioxyds, des schwefelsauren Kalis, des Glycocolls, Taurins und Quercits. Mit 2 Taf. 1899. 2 ℳ.

FÜNFUNDZWANZIGSTER BAND. (XLIII. Bd.) Mit 25 Taf. u. 62 Textfig. 1900. Preis 26 ℳ 30 ₰.

O. FISCHER, Der Gang des Menschen. II. Theil: Die Bewegung des Gesammtschwerpunktes und die äusseren Kräfte. Mit 12 Taf. und 5 Textfig. 1899. 8 ℳ.
W. SCHEIBNER, Ueber die Differentialgleichungen der Mondbewegung. 1899. 1 ℳ 50 ₰.
W. HIS, Protoplasmastudien am Salmonidenkeim. Mit 3 Taf. und 21 Textfig. 1899. 5 ℳ.
W. OSTWALD, Period. Erscheinungen bei der Auflösung des Chroms in Säuren. Erste Mittheil. Mit 6 Taf. 1899. 3 ℳ.
S. GARTEN, Beitr. zur Physiologie des elektr. Organes d. Zitterrochen. Mit 1 Lichtdruck- u. 3 lithograph. Taf. 1899. 5 ℳ.
W. SCHEIBNER, Zur Theorie des Legendre-Jacobi'schen Symbols $\left(\frac{n}{m}\right)$. 1900. 1 ℳ 80 ₰.
W. OSTWALD, Dampfdrucke ternärer Gemische. Mit 36 Textfig. 1900. 2 ℳ.

SECHSUNDZWANZIGSTER BAND.

E. BECKMANN, Neue Vorrichtungen zum Färben nichtleuchtender Flammen (Spektrallampen). Mit 2 Taf. 1900. 2 ℳ.
W. OSTWALD, Period. Erschein. bei der Auflösung d. Chroms in Säuren. Zweite Mittheil. M. 16 Textfig. 1900. 2 ℳ 50 ₰.
O. FISCHER, Der Gang des Menschen. III. Theil: Betrachtungen über die weiteren Ziele der Untersuchung und Ueberblick über die Bewegungen der unteren Extremitäten. Mit 7 Taf. und 3 Textfig. 1900. 6 ℳ.
W. HIS, Lecithoblast und Angioblast der Wirbelthiere. Histogenetische Studien. Mit 102 Textfig. 1900. 8 ℳ.
S. GARTEN, Ueber rhythmische, elektrische Vorgänge im quergestreiften Skelettmuskel. Mit 13 Doppeltaf. 1901. 5 ℳ 50 ₰.
O. FISCHER, Der Gang des Menschen. IV. Theil: Über die Bewegung des Fusses und die auf denselben einwirkenden Kräfte. Mit 3 Taf. und 11 Textfig. 1901. 5 ℳ 50 ₰.

Leipzig, Mai 1901.

B. G. Teubner.

SITZUNGSBERICHTE
DER KÖNIGL. SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN.
KLEINERE ABHANDLUNGEN.

BERICHTE über die Verhandlungen der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig. Erster Band. Aus den Jahren 1846 und 1847. Mit Kupfern. gr. 8. 12 Hefte.

—— Zweiter Band. Aus dem Jahre 1848. Mit Kupfern. gr. 8. 6 Hefte.

Vom Jahre 1849 an sind die Berichte der beiden Classen getrennt erschienen.

- - - Mathematisch-physische Classe. 1849 (3) 1850 (5) 1851 (2) 1852 (2) 1853 (3) 1854 (3) 1855 (2) 1856 (2) 1857 (3) 1858 (3) 1859 (4) 1860 (3) 1861 (2) 1862 (1) 1863 (2) 1864 (1) 1865 (1) 1866 (5) 1867 (4) 1868 (3) 1869 (4) 1870 (5) 1871 (7) 1872 (4 mit Beiheft) 1873 (7) 1874 (5) 1875 (4) 1876 (2) 1877 (2) 1878 (1) 1879 (1) 1880 (1) 1881 (1) 1882 (1) 1883 (1) 1884 (2) 1885 (3) 1886 (4 mit Supplement) 1887 (2) 1888 (2) 1889 (4) 1890 (4) 1891 (5) 1892 (6) 1893 (9) 1894 (3) 1895 (6) 1896 (6) 1897 (3) 1898 (5) 1899 (5) 1900 (6).

- - - Naturwissenschaftliche Reihe. 1898 1899.

—— Philologisch-historische Classe. 1849 (5) 1850 (4) 1851 (5) 1852 (4) 1853 (5) 1854 (6) 1855 (4) 1856 (4) 1857 (1) 1858 (2) 1859 (4) 1860 (4) 1861 (4) 1862 (1) 1863 (3) 1864 (3) 1865 (1) 1866 (4) 1867 (2) 1868 (3) 1869 (3) 1870 (3) 1871 (2) 1872 (1) 1873 (1) 1874 (2) 1875 (2) 1876 (1) 1877 (2) 1878 (3) 1879 (2) 1880 (2) 1881 (2) 1882 (1) 1883 (2) 1884 (4) 1885 (4) 1886 (2) 1887 (5) 1888 (4) 1889 (4) 1890 (3) 1891 (3) 1892 (3) 1893 (3) 1894 (2) 1895 (4) 1896 (3) 1897 (2) 1898 (5) 1899 (5) 1900 (9).

Druck von B. G. Teubner in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google